ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 65

1

ЯНВАРЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1980

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Ж. Д. Андронова* и *Л. Я. Комм*

Сдано в набор 10.10.79. Подписано к печати 26.12.79. М-27356. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$. Бумага № 2.
Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 9 $^1/_2$ + 4 вкл. ($^1/_2$ печ. л.) = 14 усл. печ. л.
Уч.-изд. л. 15.86. Тираж 2800. Тип. зак. 795.

Издательство «Наука». Ленинградское отделение
199164. Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 65

1

ЯНВАРЬ



«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1980

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 65 (1980) № 1

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

УДК 561 : 005 : 576.16 (571.66)

А. И. Челебаева

НОВЫЕ ВИДЫ *FAGUS (FAGACEAE)* ИЗ КАЙНОЗОЯ КАМЧАТКИ И ЗНАЧЕНИЕ ТРЕТИЧНОГО ЖИЛКОВАНИЯ В ДИАГНОСТИКЕ БУКОВ

A. I. CHELEBAEVA. NEW CAINOZOIC SPECIES OF *FAGUS* (*FAGACEAE*) FROM KAMCHATKA AND THE SIGNIFICANCE OF TERTIARY VENATION FOR THE DIAGNOSTICS OF *FAGUS* SPECIES

Устанавливается, что третичное жилкование листьев неодинаково у разных видов бука (как ископаемых, так и современных) и является существенным диагностическим признаком. Описываются два новых вида из кайнозоя Камчатки: «редкожилковый» *F. irvajamensis* Cheleb. sp. nov. и «частожилковый» *F. evenensis* Cheleb. sp. nov. Остатки последнего ранее ошибочно относились к «редкожилковому» *F. antipofii* Heer.

Бук является одним из обычных компонентов кайнозойских флор Камчатки до среднего миоцена включительно. Находки его в эоцене пока единичны и определялись в основном до рода. Массовые захоронения листьев, позволяющие наблюдать морфологическую изменчивость, найдены в раннеолигоценовых и среднемиоценовых отложениях. Палеогеновые виды не были описаны в литературе, а миоценовый бук относился к *Fagus antipofii* Heer. При описании остатков бука с р. Левой Пирожниковой (Челебаева, 1968) нам не удалось найти достаточно четких отличий от казахстанских отпечатков этого вида. Бук со сходным обликом был широко распространен на Аляске, Сахалине и в Японии, где остатки его также отнесены к *F. antipofii* (Heer, 1878; Hollick, 1936; Suzuki, 1961; Huzioka, 1964; Tanai, 1974). Вопрос о достоверности ареала *F. antipofii*, охватывающего огромную территорию (Казахстан, Западная Сибирь, Дальний Восток, п-ов Корея, Япония, Камчатка, Аляска), представляет большой интерес как для восстановления истории рода *Fagus*, так и для стратиграфии.

Обобщение материалов по букам Северной Пацифики сделано недавно Танаи (Tanai, 1974). В своих исследованиях Танаи исходит из принятого до сих пор представления об объеме *F. antipofii* и включает в него также ряд обособлявшихся ранее видов в основном из миоцена Японии и п-ова Корея. *F. antipofii* рассматривается им как единственный предковый вид восточноазиатских буков, существовавший от позднего олигоцена до конца среднего миоцена, когда появились заместившие его виды — *F. protojaponica* K. Suzuki и *F. stuxbergii* (Nath.) Tanai.

Изучение новых коллекций из олигоцена и миоцена Камчатки привело к несколько неожиданным результатам. Выяснилось, что нами, как и другими исследователями, не принималось во внимание третичное жилкование буков, являющееся одним из важных диагностических признаков. У разных буков оно может быть неодинаковым, но для каждого вида весьма постоянно. В частности, камчатский миоценовый вид *F. evenensis* Cheleb. sp. nov. по характеру третичного жилкования резко отличается как от *F. irvajamensis* Cheleb. sp. nov., найденного в олигоцене этого

региона, так и от казахстанского *F. antipofii*. Описание новых видов приведено ниже.

На гербарном материале обнаруживаются различия и у современных видов. В основном они связаны с числом третичных жилок и степенью их изогнутости и разветвленности. Частые (10—13 на 1 см) и плавно изогнутые или почти прямые третичные жилки имеют *F. japonica* Maxim. (см. рис. 4 — вклейка) и *F. crenata* Blume. Такое жилкование можно назвать «частожилковым». Для остальных современных видов характерны более редкие третичные жилки (от 6—8 до 9—10 на 1 см), как правило, угловато изогнутые, иногда многократно и резко разветвляющиеся (рис. 4, *2—4*). Это — «редкожилковый» тип.

Ископаемый *F. evenensis* относится к группе частожилковых буков, а *F. irvajamensis* — к группе редкожилковых, представляя среди них крайний вариант: 3—6 жилок на 1 см. Казахстанский *F. antipofii* принадлежит к редкожилковым букам. Тип этого вида, вероятно, утрачен и не мог быть исследован; на изображении его третичное жилкование не показано. Просмотрен материал из флоры горы Ашутас, где этот вид представлен особенно массово и разнообразно. Число третичных жилок у листьев *F. antipofii* здесь колеблется от 5 до 8 на 1 см (см. рис. 5, *4* — вклейка). К редкожилковым букам относится *F. stuxbergii* (Nath.) Tanai из плиоцена Моги в Японии (Tanai, 1976), третичное жилкование которого видно на изображении, приведенном Танаи.

Однако в большинстве публикаций третичное жилкование ископаемых буков не описывается и плохо различимо на изображениях. Поэтому говорить о размещении во времени и пространстве редкожилковых и частожилковых видов пока трудно. Невозможно также провести по литературным данным ревизию всех находок *F. antipofii* и подтвердить присутствие этого вида в олигоцен-миоценовых отложениях Восточной Азии и Аляски. В коллекциях автора с Камчатки, а также в коллекции Геера с Сахалина (Heer, 1878) *F. antipofii* отсутствует. Судя по особенностям расположения вторичных жилок у листьев, относимых к *F. antipofii* в Японии, здесь тоже может оказаться частожилковый *F. evenensis* или другой вид этой группы.

С бо́льшим или меньшим основанием обсуждать проблемы истории буков можно будет только после общей ревизии ископаемых находок с точки зрения третичного жилкования. Но и сейчас ясно, что в олигоцене и миоцене буки, и в частности восточноазиатские, отличались гораздо большим видовым разнообразием, чем это предполагалось.

С учетом третичного жилкования иначе, чем раньше (Челебаева, 1968; Tanai, 1974), представляются возможные родственные связи *F. antipofii*. Для этого вида можно предполагать близость с современными редкожилковыми *F. grandifolia* Ehrh. и *F. orientalis* Lipsky, но никак не с *F. japonica*. Последний относится к другой ветви буков, с которой связан ископаемый *F. evenensis*. Прямым потомком этого вида *F. japonica* скорее всего не является, так как имеет городчатый, а не зубчатый край. Его прототип *F. protojaponica*, широко распространенный в Японии с верхнего миоцена, также едва ли происходит от зубчатолистного *F. evenensis*, процветавшего в среднем миоцене. Более вероятно, что обособление в группе частожилковых буков зубчатолистных и городчатолистных видов произошло несколько раньше — в домиоценовое или раннемиоценовое время. *F. evenensis* представляет вымерший вид, не имеющий современных потомков.

Автор выражает признательность И. А. Ильинской за помощь в работе над данной статьей.

Ниже дано описание двух новых видов.

Fagus irvajamensis Chelebaeva sp. nov.[1]

(рис. 1, *А*, *Б*; рис. 3, *1—8*; рис. 5, *1* — вклейки)

Голотип. БИН АН СССР, обр. 1, колл. 1472 (противоотпечаток — Институт вулканологии ДВНЦ АН СССР (ИВ), экз. 5973/34), угленосная свита, ручей Ирваям, Западная Камчатка, нижний олигоцен (рис. 1, *А*, *1—3*; рис. 3, *1*, *2*; рис. 5, *1*).

Диагноз. Листья обычно длиной 5—10, шириной 2—3.5 см, реже — более крупные (14.5×7 см), с длинными (до 2 см) черешками, овальные до продолговато-яйцевидных, с округло-сердцевидным или округло-клиновидным, реже клиновидным основанием, с острой, иногда слегка оттянутой верхушкой. Край зубчатый от 3—4 пары вторичных жилок, реже неяснозубчатый или волнистый. Зубцы крупные острые или округлые со слегка выпуклой или прямой спинкой. Вторичные жилки тонкие, относительно широко расставленные, 10—15 пар. Нижние одна-две пары тоньше остальных, иногда S-образно изогнутые и петлевидно соединяющиеся у края. Третичные жилки редкие (3—6 на 1 см), угловато-изогнутые, разветвляющиеся и анастомозирующие.

Описание. В коллекции 52 отпечатка хорошей и удовлетворительной сохранности. Преобладают листья длиной 5—6 см, но нередки и более крупные, которые чаще фрагментарны из-за небольших размеров образцов. Причиной этого является сильная трещиноватость вмещающих пород. Наиболее крупный полностью сохранившийся лист, принятый за тип вида, имеет длину 14.5, ширину 7 см, 15 пар вторичных жилок. По-видимому, были и более крупные листья (рис. 1, *Б*, *2*). Длина наименьшего листа около 3.5, ширина 1.6 см, боковых жилок 11—12 пар (рис. 3, *7*, *8*). Листовая пластинка часто несколько асимметрична, с чем связана бывает и асимметрия в расположении вторичных жилок. У листьев с округлым основанием при черешке иногда наблюдается неглубокий сердцевидный вырез. Основание пластинки почти у всех экземпляров цельнокрайнее. Некоторые листья неяснозубчатые (рис. 1, *Б*, *7—9*). Черешок чаще имеет длину от 1 до 2 см, более короткие черешки, вероятно, — следствие дефекта отпечатка. Вторичные жилки отходят от главной под углом от 40 до 60°, иногда под более открытым, особенно у широких листьев, а в основании могут быть S-образно изогнуты, прямые или слегка дуговидные, у крупных листьев более широко расставленные. Вблизи края они внезапно истончаются и круто загибаются вверх, реже входят в зубцы. Третичные жилки отходят от вторичных под прямым углом или несколько наклонно, преимущественно изогнутые, иногда ломаные, соединяются косыми анастомозами. Нередко они разветвляются, при этом одна или обе веточки могут ветвиться повторно, истончаясь и не достигая соседней вторичной жилки (рис. 1, *А*, *2*; рис. 5, *3*). Жилки более высоких порядков соединяются в ячейки различной конфигурации и размеров, но тончайшие разветвления образуют равномерную сеточку, заполняющую пространство между вторичными жилками (рис. 1, *А*, *3*). Мелкие продолговато-яйцевидные листья с неясной зубчатостью (рис. 1, *Б*, *5—10*) заметно отличаются от голотипа, но имеют аналогичное третичное жилкование и связаны с ним присутствием ряда переходных форм (рис. 1, *Б*, *3—6*).

Сравнение. По типу третичного жилкования *F. irvajamensis* близок казахстанскому *F. antipofii* (рис. 5, *4*), от которого, однако, резко отличается меньшим числом вторичных жилок, тонкими нижними вторичными жилками, длинным черешком, присутствием продолговато-яйцевидных неяснозубчатых форм, обилием мелких листьев длиной около 6 см. Сходство можно видеть с *F. stuxbergii* из плиоценовой флоры Моги в Японии. Приведенные Танаи листья (Tanai, 1976, pl. 1, fig. 4, 5, 10) имеют

[1] Вид назван по местонахождению на ручье Ирваям.

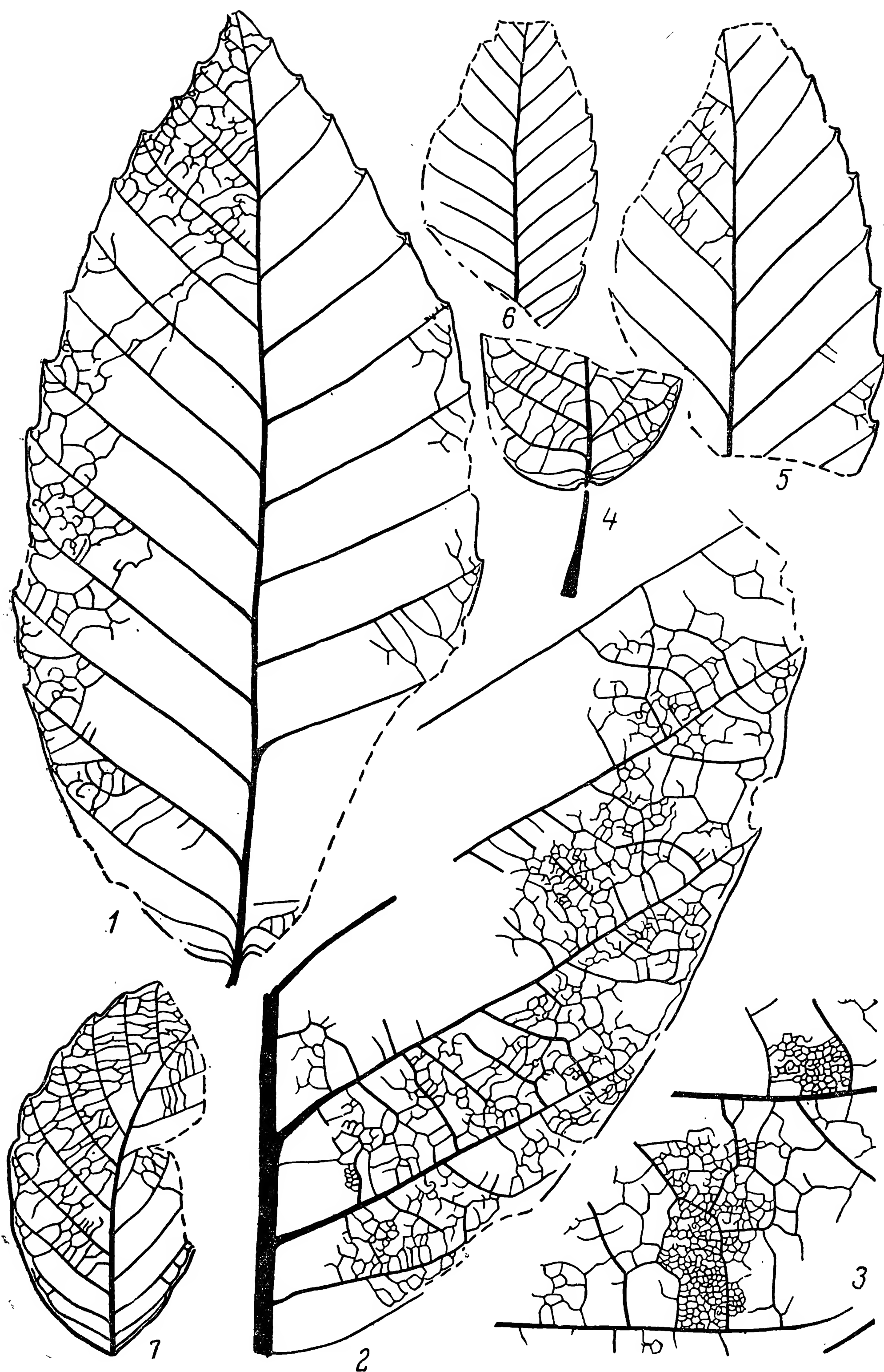


Рис. 1. *Fagus irvajamensis* Cheleb. sp. nov.

А: *1* — экз. 1472/1, голотип; *2* — то же, фрагмент, ×2; *3* — то же, деталь, ×4; *4* — экз. 5973/26; *5* — экз. 6273/37; *6* — экз. 6273/68; *7* — экз. 6273/35. *Б*: *1* — экз. 6273/80, дополнен по противоотпечатку 6273/77; *2* — экз. 6273/67; *3* — экз. 5973/37; *4* — экз. 6273/30 (он же рис. 3, *3*); *5* — экз. 6273/54; *6* — экз. 6273/71 (он же рис. 3, *4*); *7* — экз. 6273/36; *8* — экз. 6273/28 (он же рис. 3, 6); *9* — экз. 6273/55; *10* — экз. 6273/21 (он же рис. 3, *5*), ×2.

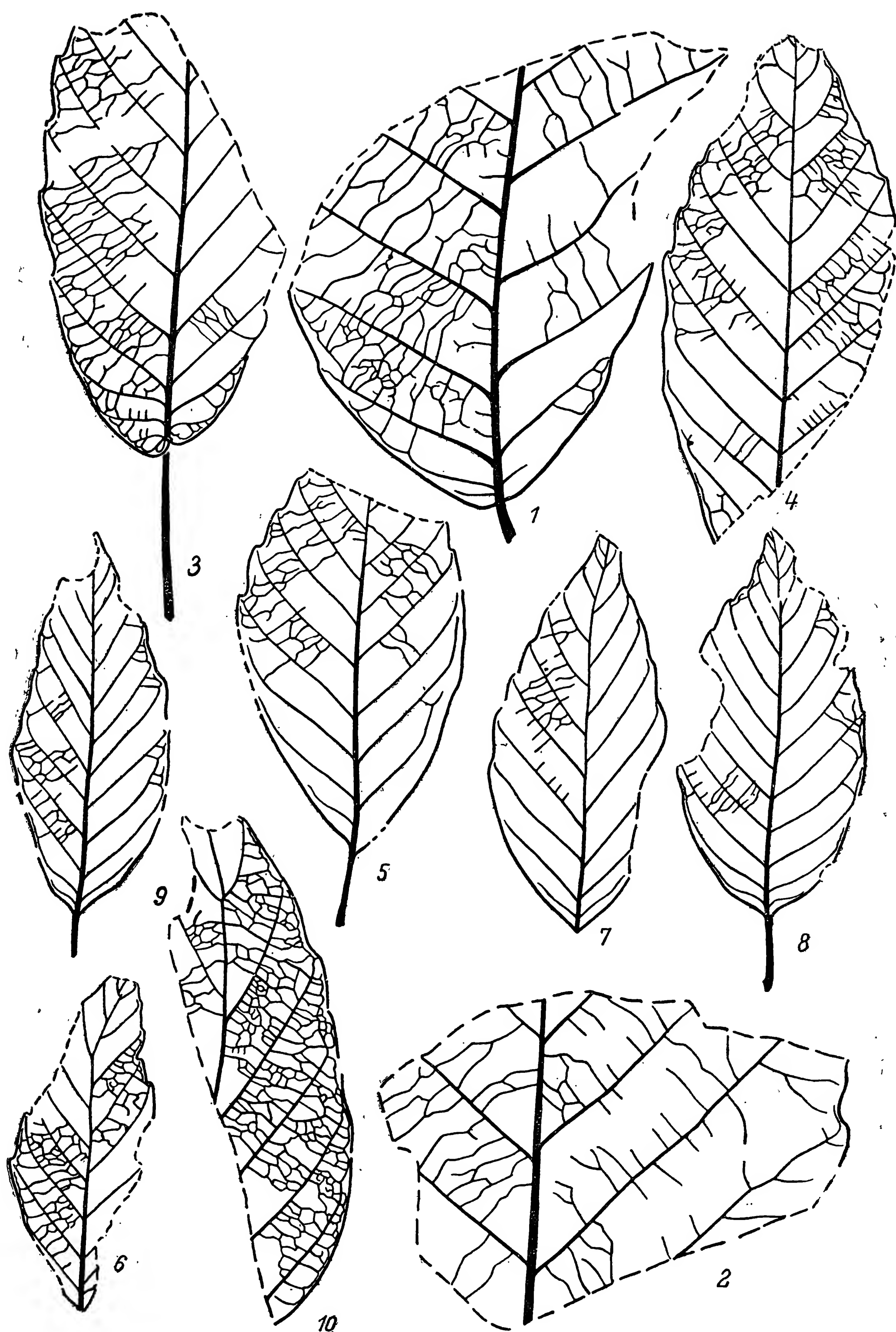


Рис. 1 (*продолжение*).

редкие изогнутые третичные жилки такого же типа, как и у *F. irvajamensis*. Близки также форма пластинки и число вторичных жилок. Но в целом *F. irvajamensis*, видимо, более крупнолистный вид, отличающийся, кроме того, более длинным черешком и тонкими нижними вторичными жилками.

Из современных видов по характеру третичного и вторичного жилкования и особенностям зубчатости края ближе других стоит *F. orientalis*. *F. irvajamensis* отличается от него еще более широко расставленными третичными жилками, своеобразием формы листовой пластинки, более длинным черешком листьев.

Геологическое распространение. Ранний олигоцен Камчатки.

Fagus evenensis Chelebaeva sp. nov.[2]

(рис. 2, *А*, *Б*; рис. 5, *2*, *3*; рис. 6, *1*—*6* — вклейки)

1878. *F. antipofii* auctorum non Heer 1858: Heer, Miocene Pflanzen von Sachalin, p. 36, t. VI, fig. 8; t. VII, fig. 5.
1968. Челебаева, Флора р. Лев. Пирожниковой, Бот. журн., 6, стр. 739, табл. I, 1—3; табл. II, III; табл. IV, 3; рис. 2, 3, *а*—*ж*.
1971. Челебаева, Вопросы стратиграфии, табл. III, IV.
1974. Tanai, Evolutionary trend of the genus *Fagus*, p. 67, pl. 3, fig. 5, 6.
1978. Челебаева, Миоценовые флоры Восточной Камчатки, стр. 66, табл. XIII, фиг. 4; рис. 22, фиг. 5.

Голотип. БИН АН СССР, обр. 1, колл. 1471, стратотип кававлинской свиты, р. Кававля, Центральная Камчатка, средний миоцен (рис. 6, *1*; рис. 5, *2*; рис. 2, *А*, *1*). Ранее опубликован: 1971, Челебаева, l. c., табл. III, 1; 1974, Tanai, l. c., pl. 3, fig. 6.

Диагноз. Листья 8—11 см длины и 4—6 см ширины, реже — крупнее и мельче, с коротким черешком длиной 0.5—1.0, а у крупных листьев до 1.5 см; овальные, яйцевидные и обратнояйцевидные, реже продолговато-овальные с округло-клиновидным или сердцевидным основанием и острой, иногда слегка оттянутой верхушкой. Край зубчатый от первой или второй вторичной жилки или только на отдельных участках, иногда неяснозубчатый или волнистый, реже почти цельный. Зубцы острые или притупленные, наклоненные кверху. Вторичные жилки в числе 16—20 пар, частые, большей частью прямые, у самого края листа загибаются и истончаются, в верхушку зубца входят их тонкие окончания. У нижних пар встречаются ответвления к краю, более толстые, чем третичные жилки. Третичные жилки частые (10—14 на 1 см), прямые или слабоизогнутые, анастомозирующие, субпараллельные, обычно перпендикулярны вторичным.

Описание. В коллекции из типового местонахождения 100 полных и почти полных отпечатков. Размеры и форма листьев довольно сильно варьируют, что показано на рис. 2, *А*, *Б*. Преобладают листья длиной 8—11 см, но часто встречаются и более крупные — до 15—16 см, достигающие в ширину 8—9 см, более редки мелкие — длиной 2—3, шириной 1.5—2 см. Черешок более или менее толстый, нередко расширенный книзу. Основание пластинки может быть широкоокруглым, округло-клиновидным, суженным и усеченным при черешке. Во всех случаях оно часто слегка сердцевидное у самого черешка. Зубцы развиты по всему краю равномерно или неравномерно, крупные, высокие или низкие, со слабо выпуклой или прямой, реже изогнутой спинкой, иногда сглаженные. У многих листьев они практически незаметны. Очевидно, терратологическую форму представляет отпечаток лопастного листа. Вторичных жилок чаще 15—18 пар, но нередки отклонения в обе стороны, при этом наименьшее число пар (до 11) имеют мелкие листья (рис. 6, *5*; рис. 2, *Б*, *5*, *6*, *7*). Третичное жилкование весьма постоянно для всех листьев (рис. 5, *2*, *3*; рис. 6, *6*). Третичные жилки частые, преимущественно перпендикулярны вторичным, соединяются тонкими анастомозами, сплошные или вильчато

---

[2] Вид назван по наименованию народности (эвены), населяющей район.

разветвляющиеся. Обычно они плавно изогнутые или прямые. Жилки четвертого порядка нередко сливаются в извилистую линию, параллельную третичным жилкам. Более тонкие жилки образуют сеточку изометричных ячеек.

В одном из выходов кававлинской свиты в типовом районе найден отпечаток плюски бука, скорее всего принадлежащий *F. evenensis*, так как в одновозрастных слоях на Камчатке другие виды не найдены. Длина плюски 1.5—1.6 см, по-видимому, она превышает длину орешка (рис. 5, *5*).

Сравнение. *F. evenensis* морфологически очень сходен с *F. antipofii* Heer. Основное отличие заключается в характере третичного жилкования (у *F. antipofii* третичные жилки более редкие и угловато-изогнутые, рис. 5, *4*), хотя можно видеть и другие, менее бросающиеся в глаза, различия: у *F. evenensis* вторичные жилки обычно более тесно расположены, чем у *F. antipofii*, преимущественно прямые, очень редко отогнуты, как у последнего, черешок может быть длиннее. Однако многие листья этих видов практически неразличимы, если не рассматривать третичное жилкование. По этому признаку *F. evenensis* принадлежат листья, ранее описанные как *F. antipofii* из флор р. Левой Пирожниковой и залива Корфа (Челебаева, 1968, 1978).

Сахалинские отпечатки бука из Мгачи и Дуи, отнесенные Геером (Heer, l. c.) к *F. antipofii*, имеют третичное жилкование того же типа, что и *F. evenensis* (10—12 жилок на 1 см). Это установлено при просмотре оригиналов, хранящихся в БИН АН СССР, и отчетливо видно на одном из рисунков Геера (t. VII, fig. 5). По форме пластинки, характеру края и вторичному жилкованию они также не отличаются от *F. evenensis*, в связи с чем мы их относим к этому виду.

Большое сходство *F. evenensis* имеет с миоценовыми буками Японии, описанными под разными названиями, но в последнее время объединяемыми в один вид — *F. antipofii* (Tanai, 1974). Особенно близки изображения *F. jobanensis* Suzuki (Suzuki, 1961; Huzioka, 1964), но похожи и многие листья *F. antipofii*, в том числе var. *palaeolongipetiolata* Murai (Murai, 1962), а также *F. oblongus* K. Suzuki (там же). Третичное жилкование этих видов не описано и не анализируется японскими палеоботаниками, в связи с чем мы не можем решить определенно вопрос об их близости к *F. antipofii* или к *F. evenensis*; преобладание среди них форм с тесно расположенными вторичными жилками позволяет предполагать вероятность последнего предположения.

Как отмечалось ранее (Челебаева, 1968), листья *F. evenensis* имеют сходство по форме и вторичному жилкованию с современными *F. grandifolia*, *F. orientalis* и *F. japonica*. Однако по характеру третичного жилкования, представляющего наиболее постоянный признак этого вида, *F. evenensis* может сближаться только с *F. japonica*, листья которого имеют почти тождественное третичное жилкование (рис. 4, *1*). Вместе с тем *F. evenensis* существенно отличается от *F. japonica* острыми зубцами, более толстым черешком, большим максимальным числом боковых жилок. У *F. japonica* край городчатый. Можно говорить поэтому лишь о принадлежности их к одной группе видов — частожилковых.

Геологическое распространение. Нижний, средний миоцен Сахалина, средний миоцен Камчатки.

Отпечатки новых видов хранятся в Институте вулканологии ДВНЦ АН СССР (ИВ, колл. 720 и 573), голотипы обоих видов и характерные формы *F. irvajamensis* — в лаборатории палеоботаники БИН АН СССР (коллекции 1471, 1472).

ЛИТЕРАТУРА

Челебаева А. И. 1968. Неогеновая флора реки Левой Пирожниковой на Камчатке. Бот. ж., 53, 6. — 1971. Вопросы стратиграфии континентального кайнозоя Камчатки. — 1978. Миоценовые флоры Восточной Камчатки.

Heer O. 1858. In: Abich H. Beiträge zur Paläontologie des Asiatischen Russlands. Mem. Acad. Sc. de St. Petersb., ser. IV, IX, I. Sc. math. et phys., V, VII. — 1878. Miocene Pflanzen von Sachalin.Fl. foss. arctica, V.

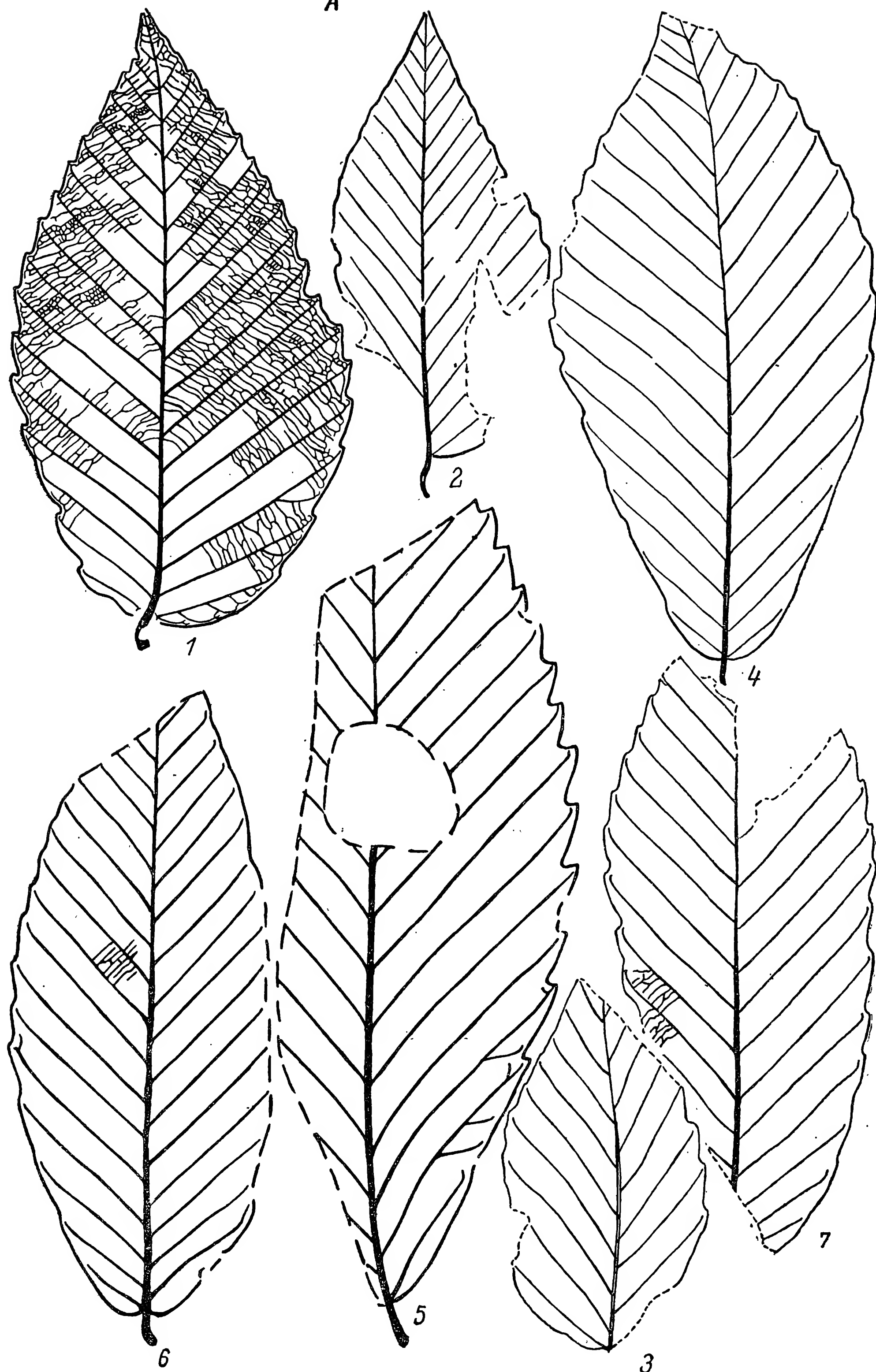


Рис. 2. *Fagus evenensis* Cheleb. sp. nov.

А: *1* — обр. 1471/1, голотип (он же рис. 6, *1*); *2* — экз. 720/4, *3* — экз. 720/13; *4* — экз. 720/8; *5* — экз. 720/43; *6* — экз. 720/5047; *7* — экз. 720/25. *Б*: *1* — экз. 720/3; *2* — экз. 720/7а; *3* — экз. 720/16; *4* — экз. 720/1204; *5* — экз. 720/9; *6* — экз. 720/14; *7* — экз. 720/12.

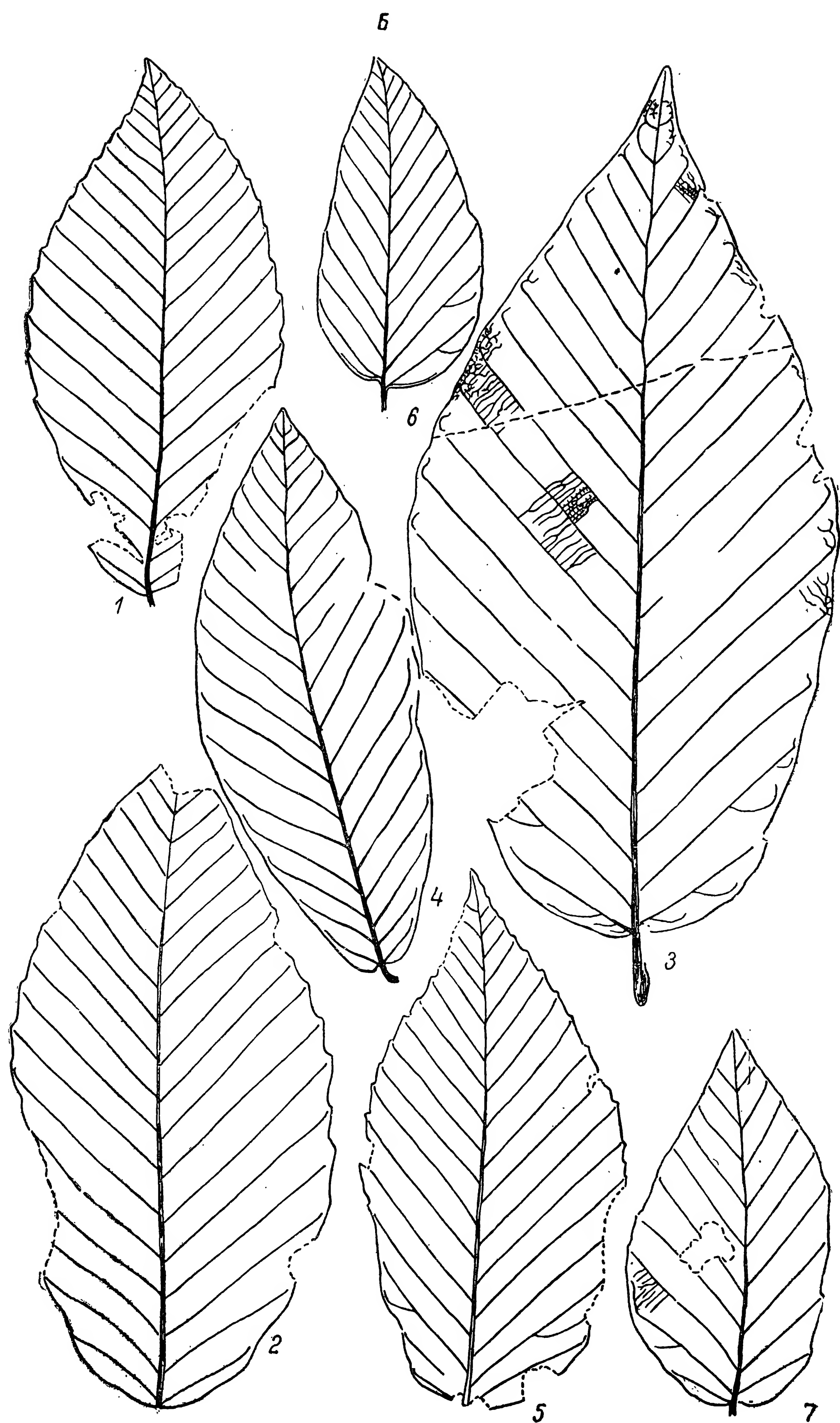


Рис. 2 (*продолжение*).

Hollick A. 1936. The tertiary floras of Alaska. Prof. Paper U. S. Geol. Surv., 182.
Huzioka K. 1964. The Aniai flora of Akita Prefecture and the Aniai-type floras in Honshu, Japan. Journ. Min. Coll. Acita Univ., Ser. A, 3 (4).
Murai S. 1962. Geology and palaeobotany of the Shizukuishi basin, Iwate Prefecture, Japan. (P. II—III). Rep. Tech. Iwate Univ., 15, 2.
Suzuki K. 1961. The important and characteristic Pliocene and Miocene species of plants from the southern part of the Tohoku district. Japan. Sci. Rep. of the Fac. Art and Sci., Fukushima Univ., 10.
Tanai T. 1974. Evolutionary trend of the genus *Fagus* around the Northern Pacific Basin. Symp. on origin and phytogeography of Angiosperms. Birbal Sahni Institute of Palaeobotany, Spec. Publ. 1, 62. — 1976. The revision of the pliocene Mogi flora, described by Nathorst (1883) and Florin (1920). J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. IV, 17, 277.

Институт вулканологии
ДВНЦ АН СССР,
Петропавловск-Камчатский.

Получено 13 III 1979.

SUMMARY

The author draws the attention to peculiarities of tertiary venation of leaves in various *Fagus* species. The density of tertiary veins (number on 1 cm), the degree of their curvature and branching are of diagnostic significance. Dense-veined and sparse-veined species are distinguished, and two new *Fagus* species from Tertiary of Kamchatka, namely, the sparse-veined *F. ervajamensis* Cheleb. and dense-veined *F. evenensis* Cheleb. have been described. The fossil remains of the latter species from Kamchatka were erroneously related to *F. antipofii* Heer, which is, as we now succeded to show, a sparse-veined species. The fossil remains of *Fagus* from the Island of Sakhalin described by Heer as *F. antipofii* belong to *F. evenensis*.

УДК 581.9 (210.5) (268.55)

В. В. Петровский, Т. М. Королева

К ФЛОРЕ ПОБЕРЕЖИЙ ВОСТОЧНО-СИБИРСКОГО МОРЯ

V. V. PETROVSKY, T. M. KOROLEVA. ON THE FLORA OF EAST SIBERIAN SEA COASTS

По результатам флористических исследований, проведенных авторами в 1972—1975 гг., приводится список сосудистых растений побережья Восточно-Сибирского моря между дельтой р. Колымы и устьем р. Раучуа, насчитывающий 293 вида и подвида. Для каждого вида указаны наиболее обычные типы местообитаний и характер его распространения в районе исследований. Проводится сравнение конкретных флор окрестностей полярной станции Амбарчик (273 вида), фактории Крестовой (134 вида) и полярной станции Раучуа (169 видов).

Среди арктических районов Северо-Востока СССР приморская территория, располагающаяся между дельтой р. Колымы и западным побережьем Чаунской губы, до недавнего времени оставалась почти не исследованной в ботаническом отношении. Публикации о растительном мире этой территории отсутствуют. В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) до 1972 г. имелись лишь немногочисленные гербарные образцы, собранные И. Шульгой — участником Колымской экспедиции С. А. Бутурлина 1905 г., проводившим сборы вдоль побережья Восточно-Сибирского моря от р. Колымы до мыса Большой Баранов, а также геоботаниками землеустроительных экспедиций — Г. Н. Непли, И. Шморгуновой и Казюлиной, работавшими в 1950 г. в устье р. Медвежки, и Сазановым (1953 г.) и Г. Я. Беликом (1962 г.) — в устье р. Раучуа. В 1972 г. один из авторов (В. В. Петровский) совместно с сотрудниками БИНа А. А. Коробковым и И. Н. Сафроновой провел инвентаризацию флоры в окрестностях пос. Медвежка и полярной станции Амбарчик: было выявлено 273 вида. В 1974 г. небольшая коллекция растений была собрана в устье р. Раучуа и в окрестностях фактории Крестовой (устье р. Крестовой) сотрудником БИНа А. Д. Тихоновой. В 1975 г. Т. М. Королева и В. В. Петровский обследовали флору в окрестностях этой фактории и выявили 134 вида. В этом же году Т. М. Королева провела инвентаризацию флоры в окрестностях полярной станции Раучуа (устье р. Раучуа), зарегистрировав в этом районе 169 видов. Одновременно М. А. Михайлова (БИН) продолжила флористические сборы в районе полярной станции Амбарчик (см. рисунок).

Таким образом, в течение 1972—1975 гг. были получены материалы, позволяющие составить представление о флоре довольно значительной части побережья Восточно-Сибирского моря.[1] Эта территория в основном представляет собой равнину, окаймляющую с севера сравнительно невысокие и сильно расчлененные горные гряды и массивы, относящиеся к Анюйскому нагорью. В западной части района (в бухте Амбарчик, в районе мысов Летяткина и Большой Баранов) на побережье выходят

[1] Эта территория ниже будет именоваться КРП — «Колымско-Раучуанское побережье».



Картосхема расположения конкретных флор на Колымско-Раучуанском побережье.

несколько отдельных небольших горных массивов. К востоку узкая полоса равнины постепенно расширяется и на правобережье р. Раучуа занимает всю территорию п-ова Карчик. Бóльшая часть приморской равнины сложена позднечетвертичными континентальными отложениями, представляющими собой мерзлые толщи суглинков, местами перекрываемые лёссовидными грунтами (алевритовые суглинки). Здесь широко развиты мерзлотные формы рельефа: термокарстовые воронки, овраги, бугры-байджарахи, оползни и т. п., придающие местности своеобразный облик. На слабодренированных участках обычны озерно-тундровые комплексы с господством злаков и осоковых, среди которых наиболее обильны *Arctophila fulva*, *Dupontia psilosantha*, *D. fisheri*, *Eriophorum polysthachyon*, *E. russeolum*, *Carex chordorrhiza*, *C. rariflora*, *C. rotundata*. Более дренированные и менее обводненные участки заняты травяно-кустарничковыми тундрами с господством *Eriophorum vaginatum*, *Carex lugens*, *Dryas punctata*, *Salix pulchra*, *Betula exilis*, *Arctagrostis arundinacea* и с незначительным числом видов разнотравья. Такой тип сообществ наиболее характерен для района, что свидетельствует о принадлежности его к подзоне северных гипоарктических тундр (Юрцев, 1973). Хотя остальные типы местообитаний занимают значительно меньшую площадь, флористически они гораздо более насыщены. Это относится прежде всего к береговым обрывам, морским косам, поймам рек и ручьев, южным склонам холмов и увалов и выходам твердых горных пород. Именно на них отмечается наибольшее флористическое разнообразие.

Климат рассматриваемой территории на всем протяжении довольно однороден, о чем свидетельствуют многолетние данные метеостанций Амбарчик и Раучуа (см. «Прикладной климатический справочник. . ., 1960).

Ниже приводится аннотированный список видов флоры Колымско-Раучуанского побережья с цифровым указанием местонахождений. Цифры соответственно обозначают: 1 — окрестности полярной станции Амбарчик и устья р. Медвежки (фактория Медвежка); 2 — устье р. Крестовой, окрестности фактории Крестовая; 3 — окрестности полярной станции Раучуа, устье р. Раучуа.

Lycopodium selago L. ssp. *arcticum* (Grossh.) Tolm. — 1. Очень редко, на северных склонах береговых обрывов.

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. — 1. Редко, на каменистых южных склонах.

Dryopteris fragrans (L.) Schott — 1. Редко, на каменистых южных склонах.

Equisetum arvense L. ssp. *boreale* (Bong.) Tolm. — 1—3. Обычно, по берегам озерков и водотоков, на байджарахах и у снежников.

Sparganium hyperboreum Laest. — 1—3. Нередко, в озерках.

S. minimum L. — 1. Нередко, в озерках.

Potamogeton subretusus Hagstr. — 1—3. Редко, в озерках и протоках.

Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. — 1—3. Обычно в травяно-кустарничковых группировках на сухих террасах, склонах и вершинах.

H. pauciflora R. Br. — 1—3. Нечасто, в сырых травяных группировках по берегам озер, в депрессиях литорали, в мочажинах.

Alopecurus alpinus Smith var. *borealis* (Trin.) Griseb. — 1—3. Обычно, по берегам рек, ручьев и озерков, на нивальных участках; обильно — на байджарахах.

Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal — 1—3. Повсеместно, в травяно-кустарничковых тундрах; особенно обильно — на умеренно увлажненных южных склонах и в поймах рек.

A. latifolia (R. Br.) Griseb. — 1—3. Нечасто, вдоль водотоков, в сырых депрессиях, у снежников.

Agrostis vinealis Schreb. ssp. *kudoi* (Honda) Tzvel. — 1. Редко, на морских косах и песчаных аллювиях.

Calamagrostis deschampsioides Trin. — 1—3. Нередко, в депрессиях и по берегам лагун.

C. holmii Lange — 1—3. Почти повсеместно; обычно в травяно-кустарничковых тундрах, на байджарахах и в поймах.

C.×kolymaensis Kom. — 1. Нередко, на морских косах и пойменных террасах.

C. lapponica (Wahl.) Hartm. — 1. Редко, на южных склонах сопок.

C. langsdorffii (Link) Trin. — 1. Нечасто, у подножий южных склонов.

C. purpurascens R. Br. — 1. Редко, на щебнистых южных склонах сопок.

Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev. — 1—3. Нередко, на суглинистых приморских террасах, по берегам водоемов.

D. glauca C. Hartm. — 1. Редко, в пятнистых травяных тундрах приморской полосы.

D. obensis Roshev. — 1. Обычно, на песчаных аллювиях реки; редко на морской косе.

D. sukatschewii (Popl.) Roshev. s. l. — 1. Редко, на пойменных террасах.

Trisetum sibiricum Rupr. ssp. *litorale* (Rupr.) Roshev. — 1, 3. Нередко, по южным склонам сопок, на морских косах и береговых обрывах.

T. spicatum (L.) Richt. — 1—3. Обычно, на береговых обрывах, террасах, на байджарахах.

Koeleria asiatica Domin — 1. Нередко, на южных склонах сопок, сухих речных и морских террасах.

Poa alpigena (Blytt) Lindm. s. str. — 1—3. Нечасто, в травяных группировках на южных склонах, береговых обрывах, среди байджарахов.

P. alpigena var. *colpodea* (Th. Fries) Scholand. — 1—3. Нередко, в травяных тундрах депрессий, у водотоков и озерков.

P. arctica R. Br. — 1—3. Обычно, в сырых и умеренно влажных травяно-кустарничковых тундрах, в поймах, на морских террасах и байджарахах.

P. glauca Vahl s. l. — 1, 3. Обычно, на южных склонах сопок, сухих террасах и косах.

P. lanata Scribn. et Merr. — 1. Нечасто, на щебнистых склонах, террасах и морских косах.

P. malacantha Kom. — 1—3. Нечасто, в щебнистых тундрах и на морских косах.

P. paucispicula Scribn. et Merr. — 1. Нередко, у водотоков и в местах снежных забоев.

P. pratensis L. — 1. Редко, в пойме реки — на аллювии.

P. tolmatschewii Roshev. — 1. Нередко, на вершинах и склонах холмов, на морских косах.

Dupontia fisheri R. Br. — 1—3. Обычно, в сырых депрессиях пойм и приморских террас.

D. psilosantha Rupr. — 1—3. Обычно и обильно, по берегам проток, в сырых поймах.

Arctophila fulva (Trin.) Anderss. — 1—3. Очень обычно и обильно по берегам озерков и проток.

Phippsia algida (Soland.) R. Br. — 1—3. Нечасто, на местах снежников, среди байджарахов, на морских пляжах.

P. concinna (Th. Fries) Lindeb. — 1. Нечасто, на нивальных участках.

Puccinellia angustata (R. Br.) Rand. et Redf. — 1. Редко, на обрывах морского берега.

P. borealis Swall. ssp. *borealis* — 1, 3. Нередко, на байджарахах и лёссовидных грунтах древних террас.

P. phryganodes (Trin.) Scribn. et Merr. ssp. *asiatica* (Hadač et A. Löve) Tzvel. — 1—3. Нечасто, во влажных депрессиях по берегам моря и рек.

P. tenella (Lange) Holmb. ssp. *tenella* — 1—3. Редко, на пляжах морского берега.

P. vaginata (Lange) Fern. et Weath. — 1. Редко, в сырых депрессиях морского берега.

Festuca auriculata Drob. — 1. Редко, на южных склонах сопок.

F. brachyphylla Schult. — 1—3. Обычно в умеренно увлажненных травяных и травяно-кустарничковых тундрах, в поймах и на морских террасах.

F. lenensis Drob. — 1. Редко, на щебнистых южных склонах сопок.

F. rubra L. s. l. — 1. Обычно, в поймах рек, на морских косах и по берегу лагуны.

Bromus arcticus Shear — 1. Редко, на морской косе.

B. pumpellianus Scribn. — 1, 3. Нечасто, на южных склонах, пойменных террасах.

Roegneria jacutensis (Drob.) Nevski — 1. Редко, на речном аллювии.

R. macroura (Turcz.) Nevski — 1. Нередко на речном аллювии.

R. nepliana V. Vassil. — 1. Редко, на лёссовидных грунтах древних террас.

R. villosa V. Vassil. — 1. Нередко, на южных склонах террас и байджарахах.

Leymus interior (Hult.) Tzvel. — 1—3. Обычно и обильно, на речных аллювиях, нередко на сухих террасах, береговых склонах.

L. villosissimus (Scribn.) Tzvel. — 1, 3. Обильно и часто, на морских косах.

Eriophorum medium Anderss. — 1—3. Нередко, в сырых депрессиях на морских террасах и по берегам водоемов.

E. polystachyon L. — 1—3. Доминант кустарничково-травяных и сырых травяных тундр на пологих склонах и террасах.

E. russeolum Fries — 1—3. Нередко, в сырых депрессиях в поймах и на морских террасах.

E. scheuchzeri Hoppe — 1—3. Нечасто, у водотоков, оползней, в сырых низинах.

E. vaginatum L. — 1—3. Доминант кочкарных тундр на склонах холмов и террасах; часто — вместе с *Carex lugens*.

Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol. — 1. Редко, на южных склонах сопок.

Carex chordorrhiza Ehrh. — 1. Нередко, местами обильно — в полигональных комплексах пойм.

C. glareosa Wahlb. — 1—3. Нередко, на морских косах, по берегам лагун и рек.

C. lugens H. T. Holm — 1—3. Доминант травяно-кустарничковых тундр на водоразделах, склонах — часто вместе с *Dryas punctata* и *Eriophorum vaginatum*.

C. misandra R. Br. — 1. Редко, на склонах, в местах обогащенного стока.

C. obtusata Liljebl. — 1. Редко, на южных склонах сопок.

C. pediformis C. A. Mey. — 1. Редко, на щебнистых южных склонах.

C. rariflora (Wahl.) Smith — 1, 3. Часто, в депрессиях полигональных комплексов, по берегам лагун, озерков, рек.

C. rotundata Wahl. — 1, 3. Часто, в депрессиях полигональных комплексов.

C. rupestris Bell. ex All. — 1. Часто, на щебнистых склонах и вершинах.

C. saxatilis L. ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela — 1. Нечасто, в сырых травяных группировках в пойме.

C. stans Drej. — 1—3. Доминант сырых травяных тундр в поймах, у озер, в полигональных комплексах.

C. subspathacea Wormsk. ex Hornem. — 1—3. Доминирует в приливной полосе побережья и по берегам рек и озерков.

C. supina Wahl. ssp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult. — 1. Редко, на южных склонах сопок.

C. tripartita All. — 1, 3. Часто, на местах снежников, у подножий склонов.

C. ursina Dew. — 1, 2. Нечасто, на морских косах.

C. vaginata Tausch ssp. *quasivaginata* (C. B. Clarke) Malysch. — 1. Нечасто, в кустарничково-травяно-моховых тундрах на склонах.

Juncus biglumis L. — 1, 3. Нередко, у водоемов, в сырых депрессиях, у снежников.

Luzula confusa Lindb. — 1—3. Обычно, в травяно-кустарничковых тундрах, на вершинах, склонах и террасах, морских косах.

L. nivalis (Laest.) Spreng. — 1—3. Нечасто, в сырых тундрах у водоемов, на байджарахах, у снежников, в кочкарниках.

L. tundricola Gorodk. — 1—3. Нередко, на сухих южных склонах, по берегам водотоков.

L. wahlenbergii Rupr. — 1, 3. Нечасто, в сырых травяных тундрах.

Veratrum oxysepalum Turcz. — 1, 3. Редко, на южных склонах.

Allium schoenoprasum L. — 1. Редко, на южных склонах, на аллювиях и косах.

Lloydia serotina (L.) Reichb. — 1—3. Нередко, в щебнистых тундрах, на нивальных участках, на байджарахах.

Salix anadyrensis Flod. — 1. Редко, на защищенных южных склонах. Кустарник высотой до 1.5 м.

S. bebbiana Sarg. — 1. Только однажды, на южном склоне сопки.

S. boganidensis Trautv. — 1. Однажды, на обрыве берега озера.

S. brachycarpa Nutt. ssp. *niphoclada* (Rydb.) Argus — 1, 3. Нечасто, под береговыми обрывами, на косах, в распадках берега моря.

S. glauca L. — 1, 3. Нечасто, на защищенных южных склонах.

S. fuscescens Anderss. — 1—3. Обычно во влажных и сырых кустарничково-травяных тундрах в поймах, на террасах и склонах.

S. hastata L. — 1. Нечасто, у водотоков на южных склонах, в поймах.

S. krylovii E. Wolf — 1. Нечасто, на южных склонах и в поймах.

S. nummularia Anderss. — 1, 2. Однажды, на морской террасе.

S. ovalifolia Trautv. ssp. *glacialis* (Anderss.) Jurtz. et Petrovsky. — 1. Редко, на морской косе, у лагуны.

S. phlebophylla Anderss. — 1. Нечасто, на щебнистых южных склонах и вершинах.

S. polaris Wahlb. — 1—3. Нечасто, на байджарахах, у снежников и водотоков.

S. pulchra Cham. — 1—3. Обычно, доминирует в травяно-кустарничковых тундрах вместе с *Betula exilis*, *Carex lugens*, *Eriophorum vaginatum*.

S. reptans Rupr. — 1,3. Нередко, на морских террасах и косах, по береговым обрывам.

S. reticulata L. — 1, 2. Обычно, на нивальных участках, у водотоков, у подножий склонов.

S. saxatilis Turcz. — 1. Нередко, в поймах, на склонах и косах.

S. sphenophylla A. Skv. — 1—3. Обычно, на сухих морских и речных террасах, на щебнистых склонах и вершинах.

S. tschuktschorum A. Skv. — 1. Нечасто, на защищенных каменистых южных склонах.

Betula exilis Sukacz. — 1, 3. Доминант кустарничковых и травяно-кустарничковых тундр на склонах и террасах.

Oxyria digyna (L.) Hill — 1—3. Нередко, на нивальных участках, в поймах ручьев.

Rumex arcticus Trautv. — 1—3. Обычно, в сырых депрессиях, у озерков и у водотоков.

R. graminifolius Lamb. var. *graminifolius*. — 1—3. Нередко, на сухих морских террасах.

R. graminifolius var. *subspathulata* (Trautv.) Tolm. — 1, 3. Нередко, на сухих приморских террасах, косах, на береговых обрывах.

Polygonum bistorta L. ssp. *ellipticum* (Willd.) Petrovsky — 1—3. Нередко в травяных тундрах на склонах, у водотоков, на нивальных участках.

P. laxmannii Lepech. — 1. Нечасто, на щебнистых южных склонах.

P. tripterocarpum A. Gray — 1—3. Обычно, в кустарничково-травяных, бугорковых и кочкарных тундрах, на байджарахах, обрывах.

P. viviparum L. — 1—3. Нередко, у водотоков, на байджарахах, морских и пойменных террасах, у снежников.

Koenigia islandica L. — 1. Обильно, на байджарахах.

Claytonia acutifolia Pall. — 1, 3. Редко, на морских террасах и в поймах.

Montia lamprosperma Cham. — 1. Нередко, в депрессиях морских террас.

Stellaria ciliatosepala Trautv. — 1—3. Обычно, почти во всех типах местообитаний.

S. crassifolia Ehrh. — 1, 3. Нечасто, в сырых травяных тундрах по берегам озер, в поймах, на песчаных аллювиях.

S. crassipes Hult. — 3. Однажды, на песчаной гриве берега.

S. humifusa Rottb. — 1—3. Обычно и обильно по влажным берегам моря и рек.

S. monantha Hult. — 1, 3. Нередко, на сухих морских и речных террасах.

S. umbellata Turcz. — 1. Нередко, на местах снежников у подножья южных склонов.

Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. ssp. *beeringianum* — 1—3. Нечасто, на байджарахах, у снежников, на морских косах.

C. beeringianum ssp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm. — 1. Редко, на обрывах морского берега.

C. maximum L. — 1, 3. Редко, но местами обильно, на береговых обрывах.

C. regelii Ostenf. — 2. Редко, на местах снежников, у байджарахов.

Sagina intermedia Fenzl — 1—3. Редко, на морских косах и аллювиях.

Minuartia biflora (L.) Schinz et Thell. — 1. Редко, на аллювиях рек.

M. macrocarpa (Pursh) Ostenf. — 1, 2. Часто, на щебнистых склонах и вершинах, реже — на сухих террасах.

M. obtusiloba (Rydb.) Hause — 1. Нередко, на щебнистых склонах и вершинах.

M. rubella (Wahlb.) Hiern — 1, 2. Редко, на щебнистых склонах и сухих террасах.

Honkenya peploides (L.) Ehrh. ssp. *diffusa* (Hornem.) Hult. — 1—3. Обычно и обильно, на морских пляжах.

Arenaria tschuktschorum Regel — 1. Нечасто, на щебнистых южных склонах и сухих террасах.

Silene repens Patr. — 1. Редко, на южных склонах сопок.

S. stenophylla Ledeb. — 1. Очень редко, на вершинах холмов.

Gastrolychnis affinis (J. Vahl) Tolm. et Kozhan. — 1—3. Нередко, на приморских и пойменных террасах, на щебнистых склонах и береговых обрывах.

G. apetala (L.) Tolm. et Kozhan. — 1. Редко, у водотоков.

Dianthus repens Willd. — 1. Нередко, на южных склонах и сухих террасах.

Caltha arctica R. Br. — 1—3. Обычно, по берегам озерков и водотоков, в сырых депрессиях и в приливной полосе; нередко у снежников.

Delphinium chamissonis G. Pritz. — 1—3. Редко, на южных склонах и береговых обрывах.

D. middendorffii Trautv. — 1. Редко, на южных склонах сопок.

Aconitum productum Reichenb. — 1—3. Обычно, в травяных тундрах на южных склонах, береговых обрывах и террасах.

Anemone richardsonii Hock. — 1. Редко, на южных склонах сопок.

A. sibirica L. — 1—3. Нечасто, в травяно-кустарничковых тундрах на склонах, вершинах и террасах.

Pulsatilla nuttaliana (DC.) Bercht. et Presl ssp. *multifida* (G. Pritz.) Aichele et Schwegl. — 1. Нередко, на южных склонах сопок.

Ranunculus affinis R. Br. — 1—3. Нечасто, на южных склонах, береговых обрывах, в сухих поймах, на байджарахах.

R. gmelinii DC. — 1—3. Обычно, в озерках, протоках, депрессиях и на сырых аллювиях. Местами обильно.

R. hyperboreus Rottb. ssp. *hyperboreus* — 1—3. Нередко в лужах, озерках, по берегам лагун, на сырых аллювиях.

R. nivalis L. — 1—3. Нечасто, на байджарахах, у снежников.

R. pallasii Schlecht. — 1, 3. Обычно, в озерках.

R. pygmaeus Wahlb. — 1—3. Обычно, на байджарахах и у снежников.

R. sabinii R. Br. — 1—3. Редко, на северных склонах холмов, на байджарахах и береговых обрывах.

R. tricrenatus (Rupr.) Jurtz. et Petrovsky — 1—3. Нередко, в озерках и депрессиях на приморских террасах.

R. turneri Greene ssp. *turneri* — 1—3. Часто, на байджарахах, у водотоков, в поймах.

R. turneri ssp. *jacuticus* (Ovcz.) Tolm. — 1, 3. Нередко, на байджарахах, у водотоков и снежников.

Papaver anjuicum Tolm. — 1—3. Нередко, на сухих приморских террасах, береговых обрывах, вершинах холмов, на байджарахах.

P. lapponicum (Tolm.) Nordh. ssp. *orientale* Tolm. — 1—3. Нечасто, на северных склонах, на береговых обрывах, у байджарахов.

P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky — 3. Однажды, на береговых обрывах реки.

Eutrema edwardsii R. Br. — 1, 2. Нередко, у водотоков, снежников, на байджарахах, морских косах.

Arabidopsis bursifolia (DC.) Botsch. — 1. Однажды, на южном склоне у норы суслика.

Descurainia sophioides (Fisch.) O. E. Schulz — 1—3. Обычно, у нор сусликов, на байджарахах, у жилья.

Erysimum hieracifolium L. — 1. Нечасто, на южных склонах, у нор.

E. pallasii (Pursh) Fern. — 1. Обычно, на сухих склонах и террасах.

Rorippa palustris (L.) Bess. — 3. Редко, в поймах рек.

Cardamine bellidifolia L. — 1—3. Нечасто, на байджарахах, в поймах ручьев, у снежников, на косах.

C. pratensis L. ssp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz — 1—3. Нередко, в сырых травяных тундрах, в депрессиях приморских террас, между байджарахами.

Arabis umbrosa Turcz. — 1, 2. Редко, на речных аллювиях и морских косах.

Parrya nudicaulis (L.) Regel — 1—3. Нечасто, в травяных и травяно-кустарничковых тундрах, на байджарахах.

Draba arctica J. Vahl — 1. Нередко, на сухих склонах морского берега.

D. arctogena E. Ekman — 1—3. Обычно, на морских косах, береговых обрывах, байджарахах.

D. cinerea Adams — 1. Редко, на морской косе.

D. groenlandica E. Ekman — 1. Редко, на байджарахах, в распадках берега.

D. hirta L. s. l. — 1—3. Нечасто, на береговых обрывах, байджарахах, у водотоков и снежников.

D. juvenilis Kom. — 1—3. Обычно, на байджарахах, у снежников, и водотоков, у подножий склонов.

D. lactea Adams. — 1. Редко, на береговых обрывах.

D. nivalis Liljebl. — 1—3. Нечасто, на морских косах, щебнистых склонах, сухих террасах.

D. oblongata R. Br. — 2. Редко, на байджарахах.

D. parvisiliquosa Tolm. — 1. Редко, на береговых обрывах.

D. pauciflora R. Br. — 2. Очень редко, в сырых травяно-моховых тундрах.

D. pilosa DC. — 1. Очень редко, на щебнистых склонах сопок.

D. pseudopilosa Pohle — 1, 2. Нередко, на байджарахах, у водотоков и снежников, на береговых обрывах.

Cochlearia arctica Schlecht. — 1—3. Нечасто, на байджарахах, приморских террасах, по берегам лагун.

C. groenlandica L. — 1—3. Нечасто, на морских косах, береговых обрывах.

Rhodiola atropurpurea (Turcz.) Trautv. — 1—3. Часто, на береговых обрывах, морских косах, по берегам лагун.

Saxifraga arctolitoralis Jurtz. et Petrovsky — 1—3. Нечасто, на морских пляжах в приливной полосе.

S. caespitosa L. — 1. Редко, на береговых обрывах.

S. cernua L. — 1—3. Нечасто, в сырых депрессиях, у водотоков и снежников, на аллювиях, в травяных тундрах.

S. foliolosa R. Br. — 1—3. Нечасто, в сырых травяных тундрах, у снежников, на байджарахах, у водотоков.

S. funstonii (Small) Fedde — 1, 2. Обычно, в щебнистых тундрах, на морских косах и сухих пойменных террасах.

S. hieracifolia Waldst. et Kit. — 1—3. Нечасто, в травяных тундрах у водотоков и снежников, на байджарахах.

S. hirculus L. — 1. Нечасто, в сырых травяных тундрах.

S. hyperborea R. Br. — 1—3. Обычно, у снежников и водотоков.

S. nelsoniana D. Don — 1—3. Нечасто, у водотоков, на байджарахах, в травяно-кустарничковых тундрах.

S. nivalis L. — 1. Редко, на щебнистых южных склонах сопок.

S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky — 1. Редко, у водотоков и снежников.

S. radiata Small — 1—3. Нередко, в сырых тундрах пойм.

Chrysosplenium tetrandrum (Lund) Th. Fries — 1—3. Нередко, в сухих травяно-моховых тундрах, у водотоков, на байджарахах.

Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht. — 1—3. Нередко, на байджарахах, у водотоков и на береговых склонах.

Spiraea salicifolia L. — 1. Однажды, на южном склоне речной террасы.

Rubus chamaemorus L. — 1—3. Нечасто, в защищенных долинах, на бровках полигонов.

Comarum palustre L. — 1, 3. Нередко, по берегам озерков и проток, в сырых депрессиях.

Potentilla arenosa (Turcz.) Juz. — 1, 3. Редко, на южных склонах.

P. elegans Cham. et Schlecht. — 1. Редко, на щебнистых склонах и вершинах.

P. hyparctica Malté — 1—3. Обычно, на приморских террасах, на щебнистых южных склонах, байджарахах, береговых обрывах.

P. jacutica Juz. — 1. Редко, на южных склонах сопок, у нор сусликов.

P. nivea L. — 1. Редко, на щебнистых южных склонах сопок.

P. nudicaulis Willd. ex Schlecht. — 1. Редко, на южных склонах у нор сусликов.

P. stipularis L. — 1, 3. Редко, на южных склонах и береговых обрывах.

P. uniflora Ledeb. — 1. Нередко, в щебнистых тундрах на склонах и вершинах.

Dryas punctata Juz. — 1—3. Доминант кустарничковых тундр на склонах и вершинах сопок. Обычен также в кустарничково-травяных тундрах на древних террасах.

Rosa acicularis Lindl. — 1. Нечасто, на южных склонах сопок.

Astragalus alpinus L. — 1—3. Часто, в щебнистых тундрах на склонах, вершинах и террасах.

A. kolymensis Jurtz. — 1. Нередко, на щебнистых склонах и вершинах.

Oxytropis anjuica Jurtz. — 2. Найден дважды на морской косе.

O. maydelliana Trautv. — 3. Редко, в бугорковатых тундрах на увалах.

O. middendorffii Trautv. — 1. Нечасто, на щебнистых южных склонах сопок.

O. ochotensis Bunge — 1. Очень редко, на щебнистых склонах сопок.

O. tschuktschorum Jurtz. — 1—3. Обычно, в щебнистых тундрах на склонах и вершинах, на морских и речных террасах.

O. vassilczenkoi Jurtz. — 3. Редко, на галечной террасе реки.

Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell. s. l. — 1—3. Нечасто, на южных склонах, береговых обрывах, пойменных террасах и байджарахах.

Empetrum subholarcticum V. Vassil. — 1, 3. Обычно, на морских и речных террасах, южных склонах сопок — в сухих и умеренно увлажненных местах.

Chamaenerion angustifolium (L.) Scop. — 1. Редко, на морской косе и на южных склонах сопок.

Ch. latifolium (L.) Th. Fries et Lange — 1. Очень редко, в пойме реки и на морской косе.

Hippuris tetraphylla L. — 1—3. Нечасто, в озерках и лужах.

H. vulgaris L. — 1—3. Обычно, в озерках.

Phlojodicarpus villosus (Turcz.) Ledeb. — 1, 3. Нередко, на южных склонах.

Pyrola grandiflora Rad. — 1, 3. Нечасто, в кустарничковых тундрах, на южных склонах, в кочкарниках.

Ledum decumbens (Ait.) Lodd. — 1—3. Часто и почти повсеместно. Нередко доминирует в кустарничковых тундрах.

Cassiope tetragona (L.) D. Don — 1, 3. Нередко, в щебнистых тундрах на северных склонах и в кочкарниках.

Andromeda polifolia L. — 1, 3. Редко, в заболоченных тундрах защищенных межгорных долин.

Arctous alpina (L.) Niedenzu — 1, 3. Нередко, на щебнистых склонах и сухих террасах.

Vaccinium uliginosum L. ssp. *microphyllum* Lange — 1, 3. Нередко, в кустарничковых группировках на южных склонах, в кочкарниках и в поймах.

V. vitis-idaea L. ssp. *minus* (Lodd.) Hult. — 1—3. Обычно и местами обильно на сухих склонах, террасах.

Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai — 1, 3. Часто и местами обильно в щебнистых тундрах, на сухих террасах.

Primula borealis Duby — 2, 3. Нередко, в травяных группировках в депрессиях на террасах и склонах.

Androsace bungeana Schischk. et Bobr. — 2. Нечасто, на байджарахах и морских террасах.

A. ochotensis Willd. — 1—3. Обычно, на щебнистых склонах, вершинах, на сухих террасах и галечных косах.

A. septentrionalis L. — 1. Редко, на южных склонах и береговых обрывах.

Armeria arctica (Cham.) Wallr. — 1, 3. Нечасто, на южных склонах, речных и морских песчаных террасах.

Gentiana algida Pall. — 1, 2. Нередко, в травяно-кустарничковых тундрах на склонах и террасах.

G. glauca Pall. — 1—3. Нечасто, у водотоков, на байджарахах, в поймах.

G. tenella Rottb. — 1—3. Нередко, в травяных группировках у снежников, на байджарахах, береговых склонах.

Polemonium acutiflorum Willd. — 1—3. Нередко, у водотоков, на байджарахах, в полосах стока на склонах.

P. boreale Adams — 1—3. Нечасто, на байджарахах, морских косах, песчаных речных террасах.

Mertensia maritima (L.) S. F. Gray — 1—3. Обычно, на морских пляжах и косах.

Myosotis asiatica (Vesterg.) Schischk. et Serg. — 1, 2. Нечасто, на южных склонах, в поймах, на байджарахах.

Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge — 1. Нередко, в травяных тундрах на склонах и террасах, на байджарахах.

Dracocephalum palmatum Steph. — 1. Редко, на южных склонах сопок.

Thymus oxyodontus Klok. — 1. Редко, на щебнистых южных склонах сопок.

Castilleja caudata (Pennell) Rebristaja — 1, 3. Очень редко на южных склонах, береговых обрывах.

C. elegans Malté — 3. Редко, но местами обильно на береговых обрывах реки.

Pedicularis adamsii Hult. — 1. Нечасто, в щебнистых тундрах на вершинах и склонах, морских косах.

P. amoena Adams — 1. Однажды, на вершине сопки.

P. langsdorffii Fisch. — 1, 3. Нередко, в сырых травяно-кустарничковых тундрах и кочкарниках.

P. lapponica L. — 1—3. Редко, в травяно-кустарничковых тундрах, кочкарниках, на байджарахах.

P. oederi Vahl — 1—3. Нередко, у водотоков, на байджарахах, в травяных группировках ложбин.

P. pennellii Hult. — 1—3. Редко, в депрессиях морских террас и мочажинах полигональных комплексов.

P. sceptrum-carolinum L. — 3. Однажды, на речной террасе.

P. sudetica Willd. ssp. *albolabiatae* Hult. — 2, 3. Обычно, в сырых травяных тундрах на террасах и склонах холмов.

P. sudetica ssp. *interioides* Hult. — 1—3. Обычно, у водотоков, на байджарахах и береговых склонах.

P. verticillata L. — 3. Однажды, на надпойменной террасе реки.

Utricularia vulgaris L. — 3. Однажды, в озерке.

Galium boreale L. — 1. Нечасто, на южных склонах сопок.

G. verum L. — 1. Редко, на южных склонах сопок.

Adoxa moschatellina L. — 3. Редко, на береговых обрывах реки.

Valeriana capitata Pall. — 1—3. Обычно, в сырых и влажных травяно-кустарничковых тундрах.

Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman — 1, 3. Обычно, на сухих склонах, террасах.

Tripleurospermum phaeocephalum (Rupr.) Pobed. — 1, 3. Нечасто, на морских косах, у жилья.

Tanacetum boreale Fisch. — 1. Редко, на южных склонах.

T. bipinnatum (L.) Sch. Bip. — 3. Редко, на береговых обрывах.

Dendranthema hultenii (A. et D. Löve) Tzvel. — 1—3. Часто, в приливной полосе, по берегам лагун.

Artemisia arctica Less. — 1, 3. Нередко, на южных склонах, морских террасах, береговых обрывах.

A. arctisibirica Korobkov — 1. Редко, на южных склонах сопок.

A. borealis Pall. — 1. Нередко, на южных склонах, на речных и морских террасах.

A. furcata M. Bieb. — 1. Обычно, на щебнистых вершинах и склонах.

A. glomerata Ledeb. — 2. Редко, на морских косах.

A. kruhsiana Bess. — 1. Редко, на южных склонах, морских косах.

A. tilesii Ledeb. — 1—3. Нечасто, на байджарахах, береговых склонах, террасах.

Nardosmia frigida (L.) Hook. — 1—3. Часто, на байджарахах, в травяно-кустарничковых тундрах на склонах, у водотоков.

Arnica frigida C. A. Mey. — 1. Редко, на щебнистых склонах и вершинах.

A. iljinii (Maguire) Iljin — 1. Редко, на южных склонах сопок.

Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch. — 1—3. Нечасто, в травяно-кустарничковых тундрах на склонах и террасах.

S. congestus (R. Br.) DC. — 1—3. Редко, у озерков, на аллювиях, у жилья.

S. resedifolius Less. — 1. Очень редко, на склонах холмов.

S. tundricola Tolm. — 1. Нечасто, на южных склонах, в кочкарниках, на террасах.

Saussurea nuda Ledeb. — 3. Редко, на аллювиях реки.

S. tilesii Ledeb. — 1. Нередко, на южных склонах, на морских террасах и береговых обрывах.

Mulgedium sibiricum (L.) Less. — 1. Однажды, на южном склоне сопки, у норы суслика.

Taraxacum alaskanum Rydb. — 1—3. Нередко, у снежников в оврагах, в депрессиях морского пляжа.

T. ceratophorum (Ledeb.) DC. s. l. — 1—3. Нередко, на склонах и береговых обрывах, на байджарахах, по берегам рек, у жилья.

T. lacerum Greene — 1, 3. Нередко у байджарахов, на береговых обрывах.

T. sibiricum Dahlst. — 1—3. Нечасто, у снежников, по склонам оврагов.

На приморских территориях, лежащих между Амбарчиком и Раучуа и необследованных ботаниками (особенно на крупном гранитном массиве в районе мыса Большой Баранов и в устье р. Милькеры — севернее палеозойских структур в бассейне этой реки), очевидно, имеется некоторое количество видов, не вошедших в публикуемый список. Однако выявление еще двадцати-тридцати видов вряд ли сможет серьезно изменить представление о флоре этого района.

При сравнении трех обследованных конкретных флор привлекает внимание разница в общем видовом богатстве этих флор. Особенно показательно богатство флоры Амбарчика на фоне двух остальных флор. Это обусловлено прежде всего существенными различиями в рельефе трех сравниваемых территорий.

Окрестности фактории Крестовой и полярной станции Раучуа представляют собой равнинные участки, возвышающиеся над уровнем моря на 5—30 м, местами расчлененные оврагами, небольшими долинами ручьев и речек, текущих главным образом на север. В Раучуа, кроме того, большие площади занимает широкая долина реки и высокие обрывы правобережья. В этих пунктах абсолютно преобладают суглинистые грунты; песчано-галечные субстраты имеются только вдоль морского берега и в долинах рек.

Район Амбарчик—Медвежка характеризуется горно-равнинным рельефом: невысокие холмы чередуются с речными долинами. Большинство поднятий сложено осадочными породами триасового возраста. На значительных площадях отмечаются выходы крупноглыбистого и каменисто-щебенчатого материалов (вершины, склоны, береговые обрывы). В связи с расчлененным рельефом здесь имеется множество местообитаний, защищенных в летнее время от частых морских туманов и холодных северных ветров, с особо благоприятным микроклиматом. Именно на таких типах местообитаний чаще всего встречаются более теплолюбивые бореальные или гипоарктические виды, такие как *Calamagrostis langsdorffii*, *Poa pratensis*, *Festuca rubra*, *Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *C. pediformis*, *Salix bebbiana*, *S. boganidensis*, *Silene repens*, *Pulsatilla multifida*, *Erysimum hieracifolium*, *Spiraea salicifolia*, *Potentilla jacutica*, *Rosa acicularis*, *Chama-*

enerion angustifolium, *Galium verum*, *Tanacetum boreale*, *Mulgedium sibiricum*.

Не случайно среди 107 видов, отмеченных только в районе Амбарчика, 62 относятся к группе бореальных и гипоарктических. Эта цифра весьма показательна, если учесть, что в двух других флорах общее число бореальных и гипоарктических видов в сумме едва достигает 70. Наличие в районе Амбарчика невысоких горных гряд и отдельных поднятий с многочисленными обнажениями горных пород обусловило широкое распространение здесь также большого числа горных видов — таких как *Cystopteris fragilis*, *Dryopteris fragrans*, *Calamagrostis purpurascens*, *Festuca auriculata*, *Carex rupestris*, *Salix phlebophylla*, *S. tschuktschorum*, *Polygonum laxmannii*, *Minuartia obtusiloba*, *Arenaria tschuktschorum*, *Silene stenophylla*, *Erysimum pallasii*, *Draba pilosa*, *Saxifraga caespitosa*, *Potentilla uniflora* и многих других. Отсутствие перечисленных видов в окрестностях Крестовой и Раучуа не вызывает удивления, так как здесь нет местообитаний с каменистым или щебнистым субстратом. В то же время в районе Амбарчика не найдено 20 видов, отмеченных в двух других флорах, что также может быть объяснено отсутствием соответствующих экотопов. Вероятно, именно по этой причине мы не находим здесь *Salix nummularia*, *Papaver paucistaminum*, *Primula borealis* и др. Пожалуй, только три вида — *Oxytropis maydelliana*, *O. anjuica*, *Saussurea nuda* — отсутствуют во флоре Амбарчика по причине иного порядка: западный предел их распространения, по-видимому, находится где-то восточнее устья р. Медвежки. Некоторые же из упомянутых 20 видов, возможно, просто не оказались в поле зрения коллекторов.

Несмотря на флористические отличия изученных участков побережья, обусловленные во многом отличиями рельефа, несомненно и значительное сходство трех рассматриваемых флор. 115 видов (39.2% всей флоры КРП) являются общими для всех трех флор и составляют основу флоры Крестовой (85.8%) и флоры устья Раучуа (68.0%). Флоры Амбарчика и Крестовой имеют 126 общих видов (44.8%), флоры Крестовой и Раучуа — 117 видов (62.9%), флоры Амбарчика и Раучуа — 155 видов (54%).[2] Это наглядно свидетельствует об общей монотонности флоры КРП. Однородность ее нарушается в основном возрастанием числа специфических видов в гористом районе Амбарчика и в обширной долине р. Раучуа.

По соотношению широтно-географических элементов флора КРП — типичная умеренно-арктическая: почти 55% ее составляют арктические и арктоальпийские виды. В каждой из конкретных флор наблюдаются сходные соотношения широтных элементов (см. таблицу).

Соотношения широтно-географических элементов во флорах КРП

Группы видов	Флора КРП в целом		Амбарчик		Крестовая		Раучуа		о. Айон	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Арктические и арктоальпийские	160	54.6	144	52.8	89	66.4	96	56.8	121	58.4
Гипоарктические и гипоаркто-монтанные	79	27.0	79	28.9	36	26.9	50	29.6	60	29.0
Бореальные и арктобореальные	54	18.4	50	18.3	9	6.7	23	13.6	26	12.6
Всего . . .	293	100	273	100	134	100	169	100	207 *	100

* Уточненные данные (ср.: Филин, Юрцев, 1966; Юрцев и др., 1973).

[2] Процент подсчитан от общего числа видов каждой сравниваемой пары флор.

Будучи преимущественно равнинной флора КРП очень сходна с соседними равнинными восточно-сибирскими флорами, населяющими север Колымской низменности (Петровский, Королева, 1979).

Однако наличие в составе рассматриваемой флоры группы характерных чукотских, чукотско-американских и амфиберингийских видов (*Poa lanata*, *P. malacantha*, *Stellaria monantha*, *Minuartia obtusiloba*, *Arenaria tschuktschorum*, *Papaver anjuicum*, *P. paucistaminum*, *Draba arctogena*, *Saxifraga porsildiana*, *Oxytropis anjuica*, *O. maydelliana*, *O. ochotensis*, *Androsace ochotensis* и др.) и одновременно почти полное отсутствие в ней специфических видов Восточно-Сибирской флористической провинции свидетельствует о принадлежности территории КРП к Чукотской флористической провинции (Юрцев, 1967, 1973, 1974; Юрцев, и др., 1978). Показательно, что абсолютное большинство этих дифференциальных видов имеют горную природу. Сравнению флоры КРП с флорами соседних территорий Западной Чукотки будет посвящена специальная работа. Но уже сейчас есть возможность сравнить флору побережья со сходной флорой острова Айон, насчитывающей 207 видов. Отличительные черты флоры острова определяются прежде всего его равнинным рельефом, в связи с чем на острове отсутствует большинство горно-тундровых видов, обычных в районе Амбарчика. Флора о. Айон и количественно и качественно наиболее сходна с флорой Раучуа. Общими для обеих флор являются 131 вид. Близкое соседство горных поднятий, несомненно, сказывается на составе флоры окрестностей Раучуа, поэтому здесь довольно обычны отсутствующие на о. Айон *Lloydia serotina*, *Polygonum bistorta* ssp. *ellipticum*, *Anemone sibirica*, *Papaver anjuicum*, *Oxytropis maydelliana*, *Pedicularis oederi*, *Androsace ochotensis*. В то же время в окрестностях Раучуа мы не встречаем характерных для острова *Phippsia concinna*, *Carex ursina*, *Salix ovalifolia*, *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*, *Papaver pulvinatum*, *Oxytropis sverdrupii* и других равнинно-шельфовых арктических видов. Сравнение флоры всего КРП с флорой о. Айон позволяет сделать некоторые заключения о перспективах дальнейшего изучения названных флор.

Прежде всего состав флоры острова указывает на возможность нахождения в районе КРП еще целого ряда видов, таких как *Calamagrostis neglecta*, *Puccinellia sibirica*, *Pleuropogon sabinii*, *Carex maritima*, *C. melanocarpa*, *Salix arctica*, *Cerastium jenissejense*, *Batrachium trichophyllum*, *Ranunculus sulphureus*, *Papaver pulvinatum* и некоторых других. Кроме того, наличие во флоре о. Айон большой серии видов, отмеченных также в районе Амбарчика, но пока не найденных в окрестностях Раучуа, может служить определенным сигналом для дальнейших поисков и более полного выявления флоры Раучуа. Вероятность нахождения еще 20—30 видов в районе устья Раучуа достаточно высока. Таким образом, флора Раучуа, возможно, насчитывает 190—200 видов, что может считаться близким к «норме», если учесть уже имеющиеся данные по флорам ближайших пунктов (Юрцев, 1973; Юрцев и др., 1973). Одновременно следует принять во внимание, что флора о. Айон также, вероятно, не выявлена исчерпывающе. Резонно предположить, что на острове произрастают не найденные до сих пор *Puccinellia vaginata*, *Salix reptans*, *Ranunculus turneri*, *Draba arctica*, *Saxifraga nelsoniana*, *Chamaenerion latifolium*, *Hippuris tetraphylla*, *Androsace bungeana*, *Gentiana tenella*, *Mertensia maritima*, *Pedicularis pennellii*, *Galium boreale*, *Artemisia glomerata*, *Saussurea nuda* и другие виды.

Последующие флористические исследования в этом районе покажут, насколько правомерны подобные прогнозы. Пользуясь случаем, авторы выражают признательность Б. А. Юрцеву за ценные советы и замечания при подготовке работы.

ЛИТЕРАТУРА

Петровский В. В., Т. М. Королева. 1979. К флоре дельты реки Колымы. Бот. ж., 64, 1.

Прикладной климатический справочник Северо-Востока СССР. 1960. Магадан.

Филин В. Р., Б. А. Юрцев. 1966. Сосудистые растения острова Айон (Чаунская губа). В кн.: Растения Севера Сибири и Дальнего Востока. М.—Л.
Юрцев Б. А. 1967. Ботанико-географические исследования на Западной и Центральной Чукотке в 1964—1966 гг. Бот. ж., 52, 7. — 1973. Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7. — 1974. Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии.
Юрцев Б. А., А. В. Галанин, Т. Г. Дервиз-Соколова, А. Е. Катенин, Ю. П. Кожевников, А. А. Коробков, В. В. Петровский, Т. В. Плиева, В. Ю. Разживин, Н. Н. Тараскина. 1973. Флористические находки в Чукотской тундре. I. Нов. сист. высш. раст., 10.
Юрцев Б. А., А. И. Толмачев, О. В. Ребристая. 1978. Флористическое ограничение и разделение Арктики. В кн.: Арктическая флористическая область. Л.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 IV 1979.

SUMMARY

The coastal flora of East Siberian Sea between the delta of Kolyma river and the mouth of river Rauchua counts 293 species. On this territory, concrete floras at the polar station Ambarchik, trading station Krestovaya and polar station Ruachua count 273, 134 and 169 species respectively. The richness of concrete floras on this territory is due to the specific character of local relief: floristic complexes of plain areas are far more scanty than that of mountainous relief regions. According to the flora composition the coastal territory studied belongs to the Chukotka province of the Arctic floristic region. The comparison of concrete floras gives ground to suppose the occurrence of a number of species in localities, where they have not been yet found.

УДК 581.52633 (470.22)

М. С. Боч, В. И. Василевич

БОЛОТА ОКРЕСТНОСТЕЙ СЕГЕЖСКОГО ОЗЕРА (ЮЖНАЯ КАРЕЛИЯ)

M. S. BOTCH, V. I. VASILEVICH. BOGS IN THE VICINITIES OF THE LAKE SEGEZHSKOYE (SOUTHERN KARELIA)

Приводятся данные по растительности и стратиграфии болотных массивов, расположенных на границе Ленинградской обл. и Карельской АССР, на Ладожско-Онежском перешейке. В растительном покрове преобладают островково-топяные олиготрофные и мезотрофные комплексы. Залежь сложена в основном верховыми и переходными торфами. Средние глубины залежи около 2 м. Этот район следует относить к зоне верховых грядово-мочажинных болот, а не карельских болот смешанного типа.

Летом 1976 г. авторами статьи проводились рекогносцировочные исследования северной части Сегежского болота (его площадь 8800 га) и примыкающего к нему с севера болота Рапаки площадью 2200 га. Сегежское болото, представляющее собой обширную болотную систему, расположено на Ладожско-Онежском перешейке, севернее р. Свири, в 10 км в востоку от берега Ладожского озера. Большая его часть относится к территории Ленинградской обл. и лишь около $^1/_5$ его площади находится в Олонецком р-не Карельской АССР. В центре болота имеется Сегежское озеро площадью около 1800 га, дно которого песчаное, а берега местами торфяные, местами минеральные. Очевидно, происхождение болота не связано непосредственно с озером, так как дно озера не торфяное, а в придонных отложениях болота нет сапропеля, но, судя по рельефу дна болота, оно возникло на месте озерных террас. Граница между Ленинградской обл. и Карелией проходит через центр Сегежского озера с запада на восток. Болото Рапаки целиком расположено на территории Карельской АССР.

Целью наших исследований была инвентаризация растительности Нижнесвирского комплексного заказника, созданного в низовьях р. Свирь на территории Ленинградской обл. в 1976 г. Сейчас этот заказник переводится в ранг республиканского заповедника. Северную часть Сегежского болота, находящуюся в Карелии, также предполагается сделать республиканским заказником.

В районе Олонецкой равнины болота занимают местами до 50% площади, в связи с чем мы и сосредоточили основное внимание на изучении растительности болот, тем более что их площадь на территории Нижнесвирского заказника составляет 15 тыс. га, т. е. около $^1/_3$ площади заказника.

Некоторые данные о болотах этого района имеются в литературе. В Торфяном фонде Карельской АССР о Сегежском болоте приведены очень краткие данные, так как бо́льшая часть его расположена вне территории Карелии. Болото показано как переходное с небольшими вкраплениями верховых участков в северо-западной и западной его частях. На карте видна сложность структуры этой системы, изрезанность ее границ, обилие островов и перешейков. Средняя глубина залежи — 1.94 м. Болото Рапаки,

представляющее собой более цельный массив, показано как переходное со средней глубиной залежи 1.75 м.

Е. А. Галкина и Р. П. Козлова (1971) при районировании болот южной Карелии северное и восточное побережья Ладожского озера относят к подобласти Приладожской низины, а исследованный нами район — к болотному району Олонецкой равнины. Этот район сильно заболочен; здесь преобладают системы болот сточных котловин и склоновых болот, осоково-сфагновые мезотрофные, реже — олиготрофные грядово-мочажинные.

Наиболее конкретные данные о болотах Олонецкой равнины, в том числе и по Сегежскому болоту, имеются в работе Ц. И. Минкиной (1963). Автор отмечает, что болота занимают здесь озерные террасы и характеризуются малой мощностью и выровненностью торфяной залежи. Преобладают переходные безлесные болота со слабо выраженным микрорельефом. В растительном покрове особенно обильны и часты *Sphagnum papillosum*, *S. fuscum*, *S. obtusum*, *S. fallax*, *S. majus*, *Scheuchzeria palustris*, *Eriophorum polystachion*, *Menyanthes trifoliata*, очеретник, кустарнички и осоки *Carex limosa*, *C. lasiocarpa*, *C. rostrata*. Торфяная залежь переходная, в верхних слоях сфагновая, слабо разложенная, ниже травяная, чаще шейхцериевая, степень разложения — 20—25, зольность — 2—4%, пнистость незначительна. Возраст болот — суббореальный и субатлантический. Под минеральными отложениями Ладожской трансгрессии обнаружены погребенные торфа. В статье Ц. И. Минкиной приведен профиль болота Большое Сармягское, расположенного в 15 км к северу от исследованных нами болот. Большее количество данных, которыми мы располагали по болотам Сегежскому и Рапаки, являющихся типичными для данного района, позволяют нам дополнить и уточнить характеристику болот Олонецкой равнины, приведенную Ц. И. Минкиной.

На Сегежском болоте в его западной, северной и восточной частях нами было заложено 4 профиля в направлении с севера на юг, т. е. в сторону Сегежского озера. Обычно профили до озера не доходили, а заканчивались на обширных островах, окружающих озеро, которые покрыты еловыми лесами, местами сильно заболоченными. Протяженность профилей составляла 1—1.5 км. На болоте Рапаки был заложен один поперечный профиль длиной в 1.5 км. На профилях было отобрано 216 образцов торфа из 37 скважин. Скважины расположились в зависимости от частоты смен растительных группировок по профилю через 100—200 м. В полевых работах, помимо авторов, принимали участие геоботаники Т. В. Бибикова и Г. Г. Герасименко. Ботанический анализ торфа выполнен Н. Ф. Зворыкиной.

Территория, где проводились исследования, расположена в полосе средней тайги, здесь господствуют сосняки зеленомошные с примесью ели, часты заболоченные сфагновые сосняки.

При изучении растительности болот по профилям закладывались пробные площади по мере заметных изменений в растительном покрове. Таким образом мы охарактеризовали все контуры растительности, которые пересекали профили. В случае комплексной растительности на пробной площади делались 2—3 описания в разных элементах микрорельефа. Всего было сделано 71 геоботаническое описание на 38 пробных площадях.

На большей части болот господствует олиготрофная болотная растительность. Растительные ассоциации выделены нами по преобладающим видам мохового и травяно-кустарничкового ярусов. Использование других принципов классификации, в частности эколого-фитоценотических групп видов, для данной растительности затруднительно из-за чрезвычайно бедного видового состава. В связи с непрерывным характером варьирования растительности (растительным континуумом) границы между растительными ассоциациями всегда являются в известной мере условными. Как бы мы не выделяли растительные ассоциации, всегда есть описания, занимающие промежуточное положение между ними, а внутри растительных ассоциаций всегда имеется довольно значительное варьирование состава.

Почти полное отсутствие в литературе достаточно подробных характеристик растительных ассоциаций затрудняет сравнение выделенных нами синтаксонов растительности с описанными ранее. В то же время в пределах ограниченного по территории района можно установить лишь локальные ассоциации, которые далеко не всегда будут соответствовать растительным ассоциациям, выделенным по материалам, собранным в пределах обширного региона (Василевич, 1967). В связи с этим мы даем здесь характеристику лишь некоторых, наиболее распространенных растительных ассоциаций, по которым у нас имеется достаточное число описаний. Остальные группировки мы пока рассматриваем в ранге комбинаций растительности (Василевич, 1962) и приводим для них только названия. Начнем с наиболее гидрофильных ассоциаций.

1. Асс. Menyanthes — Sphagnum majus занимает наиболее сырые мезотрофные мочажины; вода часто стоит на поверхности, образуя небольшие озерки глубиной 5—10 см. Увлажнение проточное и довольно богатое, о чем свидетельствует высокое обилие таких видов, как *Calla palustris*, *Menyanthes trifoliata* и *Carex rostrata*, по которым и выделена данная ассоциация (табл. 1). В травяном ярусе нет постоянного преобладающего вида. Всегда есть какие-либо из трех упомянутых, а также *Scheuchzeria palustris* и *Carex limosa*, которые обильны в некоторых описаниях. Эта ассоциация занимает большую площадь в центральной части болота Рапаки. Кроме указанных в табл. 1 видов, здесь встречаются *Utricularia intermedia*, *Carex chordorrhiza*, *Eriophorum polystachion*, *Betula nana*.

2. Комб. Eriophorum vaginatum — Sphagnum majus.

3. Асс. Scheuchzeria—Sphagnum balticum занимает мокрые олиготрофные мочажины. Вода стоит на уровне мохового покрова. В моховом ярусе к господствующему *Sphagnum balticum* часто примешан *S. fallax* (до 20%), а в травяно-кустарничковом ярусе постоянно встречаются лишь *Scheuchzeria palustris* и *Oxycoccus palustris*, но всегда с невысоким покрытием (табл. 1). Эта ассоциация встречается нечасто в центральных частях болота.

4. Асс. Eriophorum vaginatum — Sphagnum balticum встречается в более сухих олиготрофных мочажинах. О большей сухости свидетельствует появление *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, хотя и с невысоким обилием (табл. 1). Об этом же говорит постоянная примесь *Sphagnum rubellum* (15—20%) и *S. papillosum* (5%). Эта ассоциация встречается изредка в центральных частях болота. Вода находится на глубине 4—5 см.

5. Комб. Andromeda — Sphagnum balticum.

Если *Sphagnum majus* и *S. balticum* являются мхами как олиготрофных, так и мезотрофных участков болот, то *S. fallax* и *S. jensenii* в нашем районе образуют сообщества в основном на мезотрофных участках.

6. Асс. Carex rostrata — Sphagnum jensenii. По своему составу это типичная мезотрофная ассоциация. Кроме *C. rostrata*, в травяном ярусе обильны *Carex limosa*, *Scheuchzeria palustris*, *Oxycoccus palustris* (табл. 1). В моховом ярусе иногда значительную роль играет *Sphagnum fallax*. Встречается эта ассоциация в прибрежных топях, и центральных частях болота; вода на глубине 5—7 см.

7. Комб. Scheuchzeria — Sphagnum jensenii.

8. Комб. Menyanthes — Sphagnum jensenii.

9. Асс. Menyanthes — Sphagnum fallax — одна из наиболее широко распространенных на этих болотах ассоциаций мезотрофных топей. В травяном ярусе преобладает *Menyanthes trifoliata*, в некоторых описаниях не менее обильна *Carex rostrata*. Довольно постоянными видами являются также *Oxycoccus palustris*, *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa*, *Carex chordorrhiza*. Местами встречается *Carex lasiocarpa*, *Eriophorum polystachion* (табл. 2). Вода находится на глубине от 5 до 15 см.

ТАБЛИЦА 1

Растительные ассоциации Сегежского болота (цифры — проективное покрытие видов)

Вид	Ассоциации												
	Menyanthes—Sphagnum majus				Scheuchzeria—S. balticum			Eriophorum vaginatum—S. balticum		Carex rostrata—S. jensenii		Eriophorum—S. papillosum	
Carex limosa	20	1	1	+	—	—	—	—	—	8	2	1	—
Eriophorum vaginatum	—	—	+	—	—	—	—	25	20	—	—	30	20
Oxycoccus palustris	—	1	1	+	2	2	1	3	1	5	1	3	2
Drosera rotundifolia	+	1	+	—	+	—	—	+	—	—	+	+	+
Scheuchzeria palustris	+	3	+	10	2	3	3	—	—	2	15	+	—
Calla palustris	5	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Menyanthes trifoliata	1	10	15	—	—	—	—	—	—	—	—		
Carex rostrata	—	5	—	8	—	—	—	—	—	25	8		
Andromeda polifolia	—	3	+	—	—	—	1	5	1	1	3	5	15
Chamaedaphne calyculata	—	—	+	—	—	+	+	+	+	—	—	+	+
Sphagnum majus	60	100	70	30	—	—	—	—	—	—	—		
S. balticum	—	—	—	—	100	80	80	70	80	—	—	5	—
S. papillosum	—	—	20	—	—	—	—	5	5	—	—	90	50
S. rubellum	—	—	—	—	—	—	—	20	15	—	—	—	—
S. fallax	—	—	—	—	—	20	20	—	—	—	30	5	40
S. jensenii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	100	70	—	—
S. magellanicum	—	+	10	—	+	—	—	5	—	—	—	—	5

ТАБЛИЦА 2

Растительные ассоциации Сегежских болот

Вид	Carex rostrata—Sphagnum fallax						Menyanthes—Sphagnum fallax											Eriophorum—Sphagnum fallax			
Carex rostrata	20	20	20	30	8	30	15	25	15	—	1	1	—	20	20	20	—	—	—	—	—
Oxycoccus palustris	5	5	3	1	5	10	5	2	—	5	5	3	1	3	8	5	3	+	10	2	5
Chamaedaphne calyculata	1	—	—	5	1	10	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	10	10
Scheuchzeria palustris	1	+	+	—	+	+	+	2	—	1	+	5	2	+	1	2	3	—	—	—	—
Carex limosa	1	+	—	—	—	—	+	—	—	5	1	2	5	—	—	5	5	—	—	+	—
Menyanthes trifoliata	—	—	—	—	—	—	20	15	25	20	20	15	10	15	5	20	10	—	—	—	—
Eriophorum vaginatum	+	—	—	10	3	5	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+	5	15	20	20
Andromeda polifolia	—	+	+	—	15	5	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	2
Carex chordorrhiza	—	—	+	—	—	+	—	1	—	—	2	—	+	—	+	5	5	—	—	—	—
Betula nana	—	—	—	3	—	5	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	+	2
Carex pauciflora	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	+	—	—	—	—	+	+
Drosera rotundifolia	—	—	—	1	+	1	—	+	—	—	3	—	—	—	1	—	+	—	1	+	—
Carex lasiocarpa	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	8	+	—	—	—	2
Eriophorum polystachion	—	—	—	—	—	—	—	—	+	3	1	3	—	—	—	5	+	—	—	—	—
Baeothryon alpinum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—
Calla palustris	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	5	—	—	—	—	—
Sphagnum fallax	40	80	100	95	85	100	100	100	100	100	70	100	100	80	90	100	80	10	70	60	30
S. balticum	50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	—	—
S. majus	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—
S. magellanicum	—	—	—	5	15	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	10	—	10	5	40
S. angustifolium	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	—	—	10	—	—	—	—

Кроме указанных в таблице видов, в одном описании встречен *Sphagnum jensenii* (5%).

10. Асс. Carex rostrata — Sphagnum fallax близка к предыдущей и отличается от нее главным образом полным отсутствием вахты. Она характеризует условия меньшей проточности и меньшего богатства субстрата, что сказывается и на травяном ярусе, в котором отсутствуют такие виды, как *Calla palustris*, *Eriophorum polystachion*, встреченные в предыдущей ассоциации. Широко распространена как в топях центральной части, так и по окраинам болот. Глубина залегания вод довольно сильно варьирует — от 0 до 15 см. Кроме указанных в табл. 2 видов, в отдельных описаниях встречаются с небольшим обилием *Betula pubescens*, *Epilobium palustre*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Utricularia intermedia*, *Sphagnum jensenii*.

11. Асс. Eriophorum vaginatum — Sphagnum fallax занимает более сухие и бедные мочажины по сравнению с двумя предыдущими ассоциациями, о чем можно судить по флористическому составу. *Carex rostrata* и *Menyanthes trifoliata* совершенно отсутствуют (табл. 2). Кроме *Eriophorum vaginatum*, в большинстве описаний обильны *Oxycoccus palustris* и *Chamaedaphne calyculata*. В моховом ярусе к *S. fallax* почти постоянно примешивается *S. magellanicum*. Данная ассоциация встречается реже двух предыдущих ассоциаций с *S. fallax* в центральных частях болота. Вода находится на глубине 5—10 см. Кроме указанных в таблице видов, в этой ассоциации встречаются *Vaccinium uliginosum*, *Carex globularis*, *Calluna vulgaris*, *Ledum palustre*, *Molinia caerulea*, *Oxycoccus microcarpus*, *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum commune*, *P. alpestre*, *Sphagnum fuscum*, *S. papillosum*.

12. Комб. Betula nana — Sphagnum fallax встречается редко, так как *Betula nana* обычно характерна для гряд и кочек, а *S. fallax* встречается преимущественно в мочажинах и на ровных участках болота.

13. Комб. Andromeda polifolia — Sphagnum fallax. Эти две комбинации интересны прежде всего как начальные стадии формирования гряд и кочек.

14. Асс. Eriophorum vaginatum — Sphagnum papillosum. Сообщества с преобладанием *S. papillosum*, не занимают больших площадей на этих болотных массивах. Данная ассоциация встречается на низких кочках и грядах, высота которых 15—20 см. Вода на глубине 10—12 см. Характерно значительное покрытие *Andromeda polifolia*, весьма обычного вида низких гряд. В моховом ярусе со значительным покрытием встречается *S. fallax* (табл. 2).

15. Комб. Carex rostrata — Sphagnum papillosum.

16. Асс. Empetrum nigrum + Rubus chamaemorus — Sphagnum fuscum — одна из наиболее распространенных ассоциаций гряд и кочек на данных болотных массивах. Эти элементы микрорельефа являются здесь довольно молодыми, что уже видно и по их высоте, которая в среднем 30—35 см. С этим связано и высокое покрытие *S. angustifolium* (от 10 до 80%). *S. fuscum* еще не завоевал на этих грядах абсолютного господства (табл. 3). Для мохового яруса характерно также постоянное, хотя и не очень высокое обилие *Polytrichum alpestre* (5—20%) и *S. magellanicum* (5—15%). В травяно-кустарничковом ярусе обильны *Empetrum nigrum* и *Rubus chamaemorus*, чем эта ассоциация и отличается от следующих ассоциаций гряд и кочек. Эти виды характерны для более зрелых гряд и являются дифференциальными видами данной ассоциации. Здесь также обильны *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum vaginatum* и *Oxycoccus palustris*, но эти виды встречаются и в следующей ассоциации. Вода на глубине 20—30 см. Кроме указанных в табл. 3 видов, в этой ассоциации встречаются *Carex pauciflora*, *Aulacomnium palustre*, *Cladonia rangiferina*.

17. Асс. Eriophorum vaginatum — Sphagnum angustifolium занимает низкие гряды и кочки, где уровень воды на-

ТАБЛИЦА 3

Растительные ассоциации Сегежского болота

Вид	Empetrum nigrum + Rubus chamaemorus—Sphagnum fuscum									Eriophorum vaginatum—Sphagnum angustifolium												Betula nana—Menyanthes—S. angustifolium	
Pinus sylvestris f. *willkommii*	+	—	+	+	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	+	5	—	—	—	—	—	—
Empetrum nigrum	20	1	15	1	20	1	5	—	25	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Rubus chamaemorus	20	10	—	10	+	8	10	15	—	15	—	—	—	—	—	1	10	—	—	—	—	—	—
Chamaedaphne calyculata	5	1	5	+	20	20	25	20	2	—	10	20	8	10	20	8	10	3	15	5	—	—	—
Ledum palustre	3	—	+	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	3	—	—	—
Andromeda polifolia	1	+	+	2	2	2	8	3	3	—	2	5	10	—	2	3	3	+	3	5	10	—	1
Drosera rotundifolia	+	—	+	+	1	—	—	—	—	—	+	1	+	—	—	—	—	—	2	—	—	—	+
Oxycoccus palustris	+	2	5	—	10	3	8	2	3	5	3	2	3	5	10	2	15	5	5	15	3	3	3
O. microcarpus	1	5	5	10	—	1	2	5	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Eriophorum vaginatum	1	1	3	10	3	2	3	+	10	10	10	20	8	—	20	5	15	20	10	2	10	—	20
Calluna vulgaris	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Vaccinium uliginosum	—	1	—	—	+	—	3	30	—	—	—	—	—	5	—	—	5	—	—	—	—	—	—
Betula nana	—	—	1	+	5	3	15	—	+	—	+	10	—	—	—	8	8	+	—	—	—	30	8
Carex rostrata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	3	+	—	—
C. lasiocarpa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—
Menyanthes trifoliata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	20	10
Sphagnum fuscum	30	50	70	75	40	40	10	70	5	5	25	30	—	—	2	—	+	—	—	—	—	—	—
S. angustifolium	40	20	20	10	40	30	60	20	70	80	50	20	20	80	60	100	80	100	40	40	20	55	70
S. magellanicum	—	5	—	—	5	10	10	+	5	15	15	15	40	—	8	—	20	+	60	30	—	40	10
Polytrichum alpestre	20	20	5	5	10	10	20	10	15	—	10	30	40	20	20	—	—	—	—	20	60	—	20
Sphagnum rubellum	—	—	—	10	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pleurozium schreberi	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	—	—

ходится на глубине около 15 см, и плоские пространства между грядами, которые еще нельзя назвать мочажинами. Эта ассоциация отличается от предыдущей в основном отрицательными признаками: отсутствием вороники и морошки с высоким покрытием. *S. fuscum* здесь встречается редко, зато возрастает покрытие *S. magellanicum* (табл. 3). В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Chamaedaphne calyculata* и *Eriophorum vaginatum*, обильные и в предыдущей ассоциации, но покрытие *Andromeda polifolia* и *Oxycoccus palustris* здесь явно возрастает, что также свидетельствует о более обильном увлажнении. Кроме указанных в табл. 3 видов, здесь найдены *Carex pauciflora*, *C. limosa*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Aulacomnium palustre*, *Cladonia rangiferina*.

18. Асс. Betula nana — Menyanthes — Sphagnum angustifolium встречается редко; она сильно отличается от обеих предыдущих ассоциаций. Виды, преобладающие в них, здесь почти совершенно отсутствуют (табл. 3). Вместо них доминируют *Betula nana* и *Menyanthes trifoliata*. Это гряды, которые только начинают формироваться на фоне топи. Высота их всего 15 см. Вода на глубине 10—12 см.

19. Асс. Pinus sylvestris — Carex lasiocarpa — Sphagnum angustifolium характерна для обводненных окраин болота. *P. sylvestris* f. *uliginosa* имеет сомкнутость около 0.1. В подросте — ель и береза, в подлеске — *Salix cinerea*. В травяном ярусе доминирует *Carex lasiocarpa*. Моховой покров пестрый. Кроме *S. angustifolium*, обильны *S. magellanicum*, *S. fuscum*, *S. russowii*. Микрорельеф кочковатый, мхи на приствольных повышениях, между ними вода (озерки).

20. Асс. Pinetum polytrichoso — sphagnosum встречается на окраинах болот при более пологих берегах, где имеется довольно широкая переходная полоса между болотом и суходолом. *P. sylvestris* f. *uliginosa* имеет сомкнутость около 0.3. В подлеске — *Salix cinerea* и *Juniperus communis*. Имеется редкий подрост березы и ели. В травяно-кустарничковом ярусе обильны *Vaccinium uliginosum*, *Carex globularis* и *Eriophorum vaginatum*. Покрытие *Polytrichum commune* около 50%, остальное приходится на *Sphagnum nemoreum*, *S. fallax*, *S. rubellum*, *S. angustifollium*.

Бóльшая часть площади исследованных болотных массивов занята комплексной растительностью. Далеко не всегда мы встречаем хорошо сформированный грядово-мочажинный комплекс. В ряде случаев отдельные кочки разбросаны без определенного порядка по поверхности топи, в этом случае мы имеем островково-топяной комплекс (Ниценко, 1967). В других случаях гряды еще только начинают формироваться, их высота и площадь, занимаемая ими в комплексе, невелики, что соответствует грядово-топяному комплексу, по А. А. Ниценко.

При выделении типов комплексов необходимо учитывать, что между растительностью гряд и мочажин нет абсолютного соответствия. При одинаковой растительности гряд растительность мочажин может быть представлена разными ассоциациями, и наоборот. Число комбинаций растительных ассоциаций в комплексах значительно больше числа ассоциаций. Выделить каждую из них в особый тип комплекса — значит получить классификацию с необозримым числом единиц, лишенную значения как обобщение природного разнообразия. По-видимому, рациональнее выделять небольшое число обобщенных типов. Подобный подход предлагается и при классификации биогеоценозов, в которой нужно учитывать свойства разных его компонентов, довольно слабо связанных друг с другом (Мазинг, 1974; Прозоров, 1974).

Проанализировав совместную встречаемость разных растительных ассоциаций в комплексах, мы сочли возможным выделить следующие типы комплексов болотной растительности на исследованных нами массивах:

1. Грядово-вторичномочажинный, или островково-вторичнотопяной олиготрофный комплекс. На грядах или кочках асс. Empetrum nigrum + + Rubus chamaemorus — Sphagnum fuscum, в мочажинах — ассоциации

ТАБЛИЦА 4

Виды торфа и их встречаемость

Тип	Вид	Количество образцов
Низинный	Осоковый	42
	Шейхцериевый	12
	Осоково-шейхцериевый	5
	Древесно-осоковый	3
	Осоково-сфагновый	2
	Всего по типу	64 (29.5%)
Переходный	Сфагновый	18
	Шейхцериево-сфагновый	15
	Шейхцериевый	12
	Пушицево-сфагновый	5
	Осоковый	4
	Шейхцериево-осоковый	2
	Древесно-осоковый	3
	Пушицевый	2
	Древесный	1
	Осоково-сфагновый	1
	Всего по типу	64 (29.5%)
Верховой	Сфагновый мочажинный	19
	Комплексный	15
	Магелланикум	14
	Фускум	9
	Шейхцериево-сфагновый	8
	Пушицево-сфагновый	8
	Папиллозум	7
	Пушицевый	6
	Сосново-пушицевый	1
	Всего по типу	88 (41%)

из *S. balticum.* Встречается в средних частях болота. Гряды или кочки занимают около 40% площади комплекса.

2. Грядово-мочажинный мезотрофный комплекс с грядами из *S. fuscum*, *S. angustifolium* и *S. magellanicum* и мочажинами с асс. Menyanthes — S. fallax. Гряды низкие и узкие, занимают всего около 20% площади.

3. Островково-вторичнотопяной олиготрофный комплекс с асс. Empetrum nigrum+Rubus chamaemorus — Sphagnum fuscum — на кочках и сухими олиготрофными мочажинами с асс. Eriophorum — S. angustifolium.

4. Вторичноостровково-топяной мезоолиготрофный комплекс с асс. Eriophorum — S. angustifolium на кочках и асс. Carex rostrata — S. fallax в мочажинах.

5. Вторичноостровково-топяной мезотрофный комплекс с асс. Betula nana+Menyanthes — S. angustifolium на кочках и асс. Menyanthes — S. fallax в мочажинах.

6. Вторичноостровково-топяной мезоолиготрофный комплекс с кочками со *S. papillosum* и мочажинами с *S. jensenii* или *S. majus.* В большинстве случаев гряды и кочки имеют небольшую высоту и составляют небольшую часть площади комплекса. Преобладают кочки и гряды, где в моховом покрове чередуются пятна *S. fuscum*, *S. angustifolium* и *S. magellanicum.* Низкие и плоские кочки со *S. papillosum* встречаются редко вопреки указаниям Ц. И. Минкиной (1963) на широкое распространение этого вида на болотах данного района.

В растительности мочажин и топей преобладающую роль играют сообщества с доминированием *S. fallax*, гораздо меньшую площадь за-

нимают сообщества с *S. majus*, *S. balticum* и *S. jensenii*. Основными доминантами травяного яруса этих сообществ являются *Menyanthes trifoliata* и *Carex rostrata*. Для этих болот характерны слабая облесенность и высокая обводненность топей и мочажин.

Анализ 216 образцов торфа (табл. 4) показал их распределение по видам и типам (виды приводятся по «Классификации видов торфа и торфяных залежей» (1951) с некоторыми дополнениями). Эти результаты являются несколько неожиданными, так как, по данным кадастра и литературы, на болотах района должны преобладать переходные торфа, а низинные и верховые занимают незначительные площади. Однако преобладают верховые, которые расположены в основном в верхних слоях залежи, но иногда слагают залежь почти до дна, причем те участки Сегежского болота, где проходили профиля, богатые верховыми торфами, на карте «Торфяного фонда» показаны как переходные.

Переходные торфа либо слагают нижние части залежей, либо всю залежь целиком, как, например, на западном профиле. Реже они расположены сверху над низинными торфами (болото Рапаки). Абсолютное господство низинных торфов на болоте Рапаки, которое показано в «Торфяном фонде» как переходное, очевидно, и завышает процент встречаемости низинных торфов в районе. На Сегежском болоте эти торфа встречаются лишь в придонных слоях и больших площадей не занимают.

По видовому составу во всех трех типах господствуют топяные торфа: осоковый — в низинном типе, сфагновый, шейхцериево-сфагновый и шейхцериевый — в переходном, торфа сфагновой группы — в верховом. Всего отмечено 24 вида торфа, что позволяет назвать видовой спектр торфов изученных болот достаточно разнообразным.

Средняя степень разложения торфов невелика — 23%, в верхних частях залежей она обычно равна 5—15, а в нижних — может достигать 35—50%. Нижние слои торфа обычно сильно минерализованы, в придонных слоях почти во всех скважинах на Сегежском болоте имелись угольки, что было отмечено и Ц. И. Минкиной (1963).

Торфяные залежи относятся преимущественно к верховому (43%) и к переходному (38%) типам и лишь 19% составляют низинные залежи, которые встречаются почти исключительно на болоте Рапаки.

Как видно, из табл. 5, преобладают залежи топяные переходные и сфагновые верховые — магелланикум и сфагновая мочажинная. Средняя глубина залежей около 2 м.

ТАБЛИЦА 5

Виды торфяных залежей

Типы	Виды	Количество
Низинный	Осоковая	5
	Шейхцериевая	1
	Топяно-лесная	1
	Всего по типу	7
Переходный	Топяная	13
	Лесо-топяная	1
	Всего по типу	14
Верховой	Магелланикум	6
	Сфагновая мочажинная	5
	Комплексная	4
	Фускум	1
	Всего по типу	16

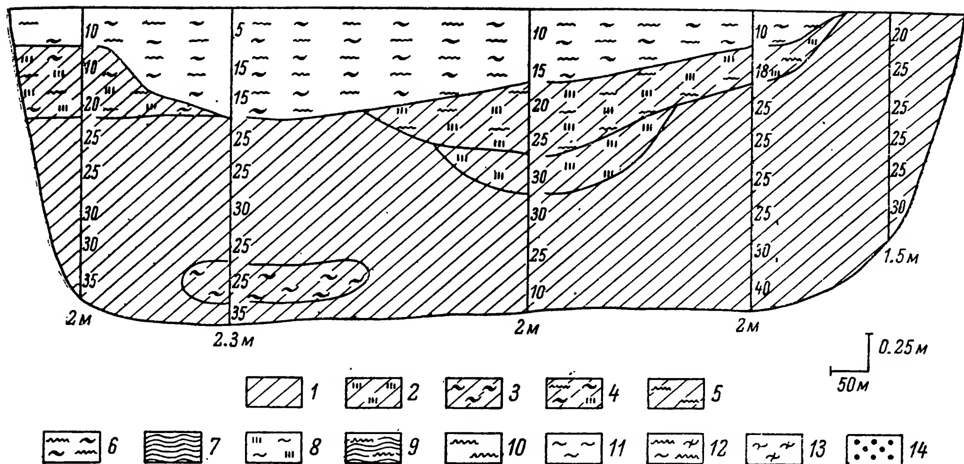


Рис. 1. Стратиграфический профиль болота Рапаки.

Здесь и на рис. 2: торфа низинные: *1* — осоковый, *2* — шейхцериевый, *3* — осоково-сфагновый; переходные: *4* — осоково-шейхцериево-сфагновый, *5* — пушицево-сфагновый, *6* — сфагновый; верховые: *7* — пушицевый, *8* — шейхцериево-сфагновый, *9* — пушицево-сфагновый, *10* — магелланикум, *11* — сфагновый мочажинный, *12* — комплексный, *13* — фускум; *14* — угольные прослойки в торфе.

Итак, по составу торфяных залежей данный район можно назвать районом верховых и переходных залежей, тогда как по упомянутым выше источникам здесь преобладают переходные залежи. Отметим преимущественно топяной характер залежей и небольшое их разнообразие (9 видов).

По типологической принадлежности болото Рапаки может быть отнесено к группе типов болот сточных котловин, а Сегежское — к системе болот группы склонов и подножий склонов.

На болоте Рапаки основная площадь занята грядово-мочажинным мезотрофным комплексом с грядами со *Sphagnum magellanicum* и *S. angustifolium* и мочажинами с асс. Menyanthes—S. fallax (№2), по окрайкам — осоково-вахтовые топи со *Sphagnum fallax*. В целом болото находится в мезотрофной фазе развития, но залежь его низинная, осоковая и очень однородная по структуре (рис. 1). Сегежское болото находится в олиготрофно-мезотрофной фазе развития. Мезотрофные участки имеются лишь по окрайкам, на участках проточных топей и вокруг островов. В основном оно занято грядовым или островковым вторичнотопяным олиготрофным комплексом (№ 1) со *Sphagnum fuscum* и *S. angustifolium* на кочках или грядах и *S. balticum* в мочажинах или таким же, но в мочажинах со *S. angustifolium* (№ 3). Участки грядово-мочажинных комплексов больших площадей не занимают, лишь в отдельных местах

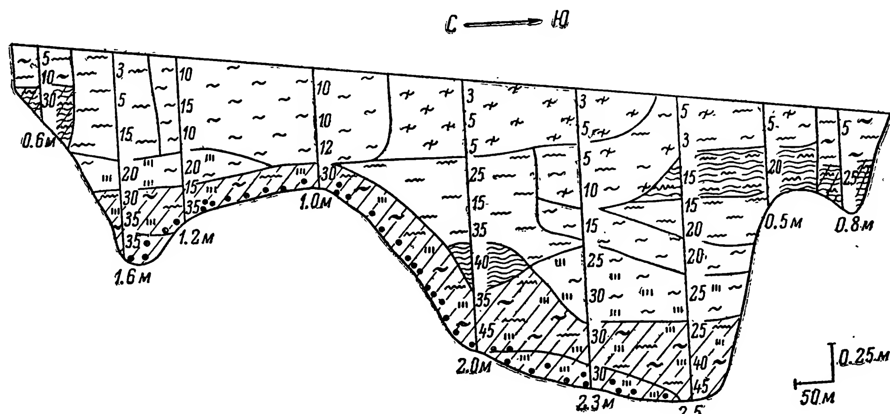


Рис. 2. Стратиграфический профиль № 1 Сегежского болота.

они выражены более или менее отчетливо. Залежь в центральных участках болота преимущественно магелланикум-вида или комплексная, реже — сфагновая мочажинная. Кое-где встречаются топяно-лесные переходные залежи. Ступенчатый характер дна на всех профилях Сегежского болота подтверждает его возникновение на озерных террасах и позволяет относить его к склоновой группе типов (рис. 2).

Район Сегежского болота следует относить к зоне верховых грядово-мочажинных болот, а не Карельских болот смешанного типа, как это представлялось ранее (Галкина, Козлова, 1971). По данным М. С. Боч и В. В. Мазинга (1979), эта территория отнесена к Южно-Карельской провинции зоны верховых болот. Помимо преимущественно олиготрофного характера растительности и торфа, здесь отсутствуют или мало распространены такие типичные для среднекарельских болот растения, как *Sphagnum papillosum*, *Baeothryon caespitosum*, *Molinia caerulea*. От верховых болот Карельского перешейка болота района отличаются слабо выраженным грядово-мочажинным микрорельефом, слабой выпуклостью и отсутствием *Calluna vulgaris* и лишайников.

ЛИТЕРАТУРА

Боч М. С., В. В. Мазинг. 1979. Экосистемы болот СССР.

Василевич В. И. 1962. О количественной мере сходства между фитоценозами. Проблемы ботаники, 6. — 1967. Континуум в хвойно-мелколиственных лесах Карельского перешейка. Бот. ж., 52, 1.

Галкина Е. А., Р. П. Козлова. 1971. Принципы районирования болот (на примере районирования болот южной и средней Карелии). В кн.: Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск.

Классификация видов торфа и торфяных залежей. 1951. М.

Мазинг В. В. 1974. Актуальные проблемы классификации и терминологии в болотоведении. В кн.: Типы болот и принципы их классификации. Л.

Минкина Ц. И. 1963. Материалы к определению возраста торфяных отложений Карельской АССР и некоторые особенности их стратиграфии. Уч. зап. Тартус. гос. унив., 145.

Ниценко А. А. 1967. Краткий курс болотоведения.

Прозоров Ю. С. 1974. Биогеоценотическая (фациальная) классификация болот. В кн.: Типы болот и принципы их классификации. Л.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 V 1979.

SUMMARY

The paper is devoted to characterization of vegetation and peats in two large bog systems (8800 and 2200 ha) located in the Ladoga — Onega isthmus near the boundary between Karelia and Leningrad district. The bog vegetation consists mainly of oligotrophic and mesotrophic treeless *Sphagnum* communities. Peats belong to the oligotrophic and mesotrophic types with an everage depth of about 2 m. The region investigated belongs to the South-Karelian province of the zone of raised string bogs (Botch, Masing, 1979). The surface of the bogs is rather flat. Species widely distributed on the typical Karelian mires (*Baeothryon caespitosum*, *Sphagnum papillosum*, etc.) are rare here.

УДК 581.4 : 581.46 : 582.823

Т. Д. Вышенская

ПОЛИМЕРНЫЙ АНДРОЦЕЙ И ЕГО РАЗВИТИЕ В ЦВЕТКЕ *THEA SINENSIS* L. *(THEACEAE)*

T. D. VISHENSKAYA. POLYMEROUS ANDROECIUM AND ITS DEVELOPMENT IN THE FLOWER OF *THEA SINENSIS* L. (*THEACEAE*)

Исследовался андроцей *Thea sinensis*. Изучались органогенез, гистогенез и сосудистая анатомия. Описано образование валика, на котором в центробежном порядке закладываются многочисленные тычинки (до 200). Показано, что проводящая система андроцея формируется в виде ветвящихся стволов (более десяти), самостоятельно причленяющихся к стеле. Обсуждается значение изученных признаков для интерпретации структуры андроцея чая. Исследуемый тип андроцея расценивается как исходный среди других вторично-полимерных типов, где тычинки закладываются на предварительно разрастающихся участках меристемы.

В настоящее время уделяется пристальное внимание изучению многочленного андроцея, наличие которого теперь уже не считается безоговорочно примитивным признаком. Кроме действительно примитивного полимерного андроцея типа Magnoliidae с «истинно» акропетальным порядком заложения тычинок, располагающихся по спирали или близко к ней, выделяют формы, принимаемые обычно за вторично полиандрические. Тычинки здесь закладываются либо на радиально разрастающемся цветоложе, либо на нескольких андроцейных примордиях, либо, наконец, на замкнутом кольцевом валике; при этом последовательность их заложения может быть как центростремительной, так и центробежной (Hiepko, 1964; Leins, 1964, 1971, 1975; Merxmüller, 1972; Sattler, 1972). Закономерности эволюционного и онтогенетического развития множественных андроцеев не полностью выяснены и находятся в центре внимания многих исследователей. Это в большой степени связано с тем, что морфологический тип андроцея и характер его развития имеют большое значение для установления филогенетических связей между таксонами. В онтогенетическом аспекте полимерный андроцей представляет интерес с точки зрения способов развития цветковых меристем.

Известно, что в андроцее *Thea sinensis* очень большое число тычинок, которые возникают на общем валике в центробежной последовательности. Такой тип представляет собой определенную эволюционную линию развития многочленного андроцея.

Мы поставили перед собой задачу изучения особенностей органогенеза и гистогенеза цветка чая и его проводящей системы. В частности, нас интересовали пространственные и временные отношения между развивающимися зачатками цветочной почки, прежде всего — между элементами андроцея, а также характер деления меристематических клеток и их дифференциация. Проводящая система исследовалась у взрослого цветка и в процессе развития цветочной почки.

Материал и методика

Цветочные почки на различных стадиях развития и распустившиеся цветки *Thea sinensis* собирались в сентябре—октябре 1977—1978 гг. на территории Батумского ботанического сада и на плантациях чая

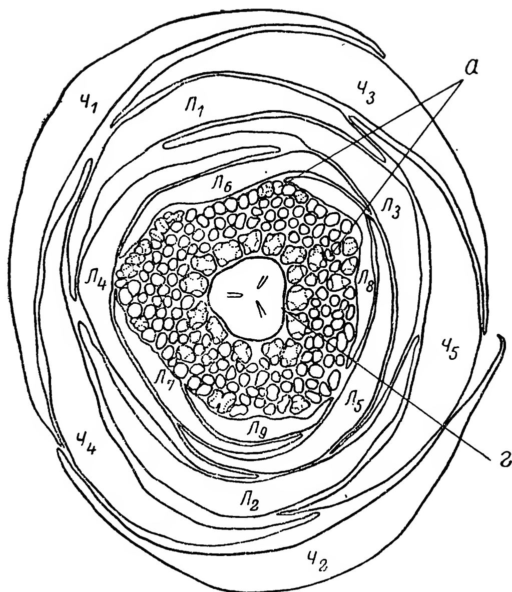


Рис. 1. Поперечный срез цветка на стадии бутона, готового к раскрытию. Часть тычинок срезана на уровне пыльников.

ч — чашелистик, *л* — лепесток, *а* — андроцей, *г* — гинецей, (*цифрами* обозначена последовательность заложения лепестков и чашелистиков).

в совхозе Чаква (Аджарская АССР). Исследовали живой и фиксированный материалы. Фиксацию проводили в FAA (40%-й формалин — 5 ч., ледяная уксусная кислота — 5 ч., 70%-й спирт — 90 ч). С пропитанного парафином материала получали микротомные срезы толщиной в 6—10 мкм, а для исследования хода сосудистых пучков на поперечных срезах — 25—30 мкм. Срезы окрашивались гематоксилином по Гейденгайну с подкраской альциановым синим или без него. Для изучения внешней морфологии отпрепарированные цветочные почки после фиксации и промывки в 70%-м спирте окрашивали в 0.5%-м растворе основного фуксина в абсолютном спирте (не менее 24 ч), дифференцировали в 70%-м спирте и помещали в чистый абсолютный спирт, предварительно укрепив их на пластилине. Наблюдение и фотографирование вели под микроскопом в отраженном свете. Для освещения использовали два осветителя ОИ-19. Съемку производили на пленку 32 ед., печать — на высококонтрастной бумаге. Изложенная методика является модификацией методики Саттлера (Sattler, 1968).

Для изучения проводящей системы цветка крупные бутоны просветляли в соответствии с методикой, предложенной Спорном (Sporne, 1948). Для удаления обильного пигмента материал помещали в раствор едкого натра в перекиси водорода (на 24 ч и более) с последующим просветлением в концентрированной молочной кислоте при нагревании. Нагревание производили на водяной бане до закипания воды, после чего материал выдерживали в нагреваемой кислоте еще несколько минут.

Результаты исследования

Морфология сформированного цветка

В цветке чая стерильные придатки располагаются по спирали (рис. 1). Число члеников в каждом круге цветка более или менее постоянно. Наиболее постоянным является число чашелистиков, — как правило, 5, редко 4, 6 или 7. Менее постоянно число плодолистиков — нередко их 4 вместо 3. Еще более изменчиво число лепестков — от 5 до 9 (чаще всего 7—8). Морфологически члены венчика неоднородны. Они образуют переходный ряд от подобных чашелистикам, но более крупных до типично лепестковидных. Чем выше число элементов одного типа, тем больше оно варьирует. Так, число тычинок в цветке варьирует от 160 до 200 и больше. Основания тычинок очень сближены между собой. Тычинки расположены в андроцее неправильными кругами (рис. 1). В развитом цветке можно насчитать от 4 до 6 кругов андроцея. Достаточно отчетлив, однако, только внутренний круг тычинок с его более или менее фиксированным числом элементов — от 13 до 17 (в среднем 15), более наружные тычинки не всегда можно с уверенностью отнести к тому или иному кругу. Число ты-

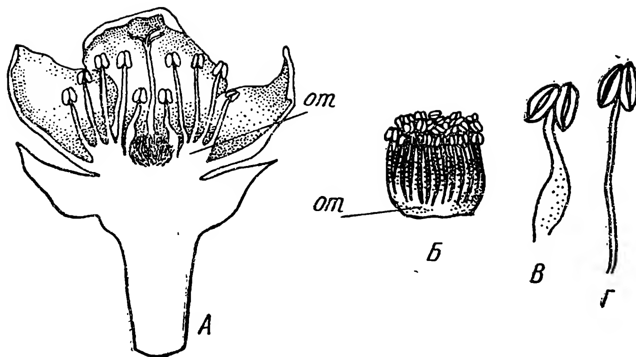


Рис. 2. Сформировавшийся цветок чая и детали организации андроцея в нем.

А — продольный срез цветка, *Б* — вид андроцея при удалении лепестков, *В* — тычинка внутреннего круга, *Г* — тычинка третьего круга. *от* — основание тычинок («тычиночная трубка»).

чинок в кругах андроцея увеличивается от внутренних к периферическим. Так, в одном из исследованных цветков внутренний круг содержал 16 тычинок, а последующие — 22, 33, 59, 80 (всего 210 тычинок).

Тычинки внутреннего круга прикрепляются вблизи от основания завязи (тычиночные нити свободны). Все остальные имеют под собой общее приподнятое основание (рис. 2, *А*), интерпретируемое иногда как тычиночная трубка, возникшая в результате срастания тычиночных нитей. Высота общего основания под тычинками, если включать ее в длину тычиночных нитей, составляет 10—20% от их протяженности. Это основание хорошо видно у наружных тычинок андроцея при удалении лепестков (рис. 2, *Б*).

К «тычиночной трубке» серединой своего основания прирастают лепестки, в свою очередь слабо сросшиеся основаниями между собой. Тычинки и венчик опадают вместе. Уровень отхождения тычиночных нитей с наружной стороны андроцея лежит немного выше уровня отхождения лепестков (рис. 2, *А*). Тычинки внутреннего круга, кроме уровня своего прикрепления, отличаются от прочих еще и утолщенностью своей нижней части (рис. 2, *В*, *Г*). Длина тычиночной нити максимальна во втором-третьем круге (10—11 мм), минимальна — в первом и пятом (5—8 мм). Пыльники тычинок первого круга располагаются на самом низком уровне по сравнению с тычинками других кругов.

Органогенез

Формирование репродуктивного апекса цветка чая характеризуется преобладанием радиального роста. Сильное торможение акропетального роста начинается уже при заложении чашелистиков и лепестков, что проявляется в значительной сближенности их междоузлий.

Примордии брактей, чашелистиков, лепестков, андроцейный валик и, наконец, примордии плодолистиков закладываются на репродуктивном апексе цветка в акропетальной последовательности центростремительно. После появления зачатков плодолистиков на андроцейном валике начинается заложение примордиев отдельных тычинок в противоположной (центробежной) последовательности.

Таким образом, порядок формирования всех цветочных придатков за исключением примордиев отдельных тычинок в андроцее — акропетальный, или центростремительный.

Независимо от общего числа лепестков в цветке зачатки пяти последних лепестков — самых внутренних — всегда располагаются в один круг так, что они граничат с уплощенным цветочным апексом и придают ему очертания неправильного пятиугольника (в связи с неравной величиной последовательно развивающихся лепестков). После заложения зачатка последнего лепестка апекс начинает значительно разрастаться

в радиальном направлении и на нем происходит неравномерное поднятие неопределенно очерченных участков, чередующихся с лепестками. За этим следует поднятие более низких эпипетальных участков апекса, которое происходит также неодновременно и в неясной последовательности. Центральная часть апекса — будущая зона формирования плодолистиков — вначале остается вогнутой. Так, вокруг центральной впадины возникает массивный андроцейный валик (рис. 3, A_1, A_2 — см. вклейку). Этот валик имеет очертание неправильного пятиугольника, определяемое пятью лепестками, стоящими во внутреннем круге; углы валика вдаются между ними.

В зоне андроцея на границе с лепестками иногда можно наблюдать образование, значительно меньшее по размеру, чем примордий лепестка. Оно, по-видимому, представляет собой недоразвившийся лепесток, возможно, стаминодий (рис. 3, $Б_1$).

Значительное радиальное разрастание андроцейного валика происходит от момента его формирования вплоть до начала заложения на нем примордиев первых тычинок: за это время диаметр зоны андроцея увеличивается примерно вдвое — от 0.22 до 0.50 мм. Последующее разрастание идет медленнее.

Обращает на себя внимание тот факт, что заложение плодолистиков происходит еще до образования замкнутого валика. Однако хорошо различимыми они становятся только на более поздней стадии, когда уже намечаются зачатки второго круга тычинок (рис. 3, $Б_1$, $Б_2$).

Вскоре после заложения плодолистиков и образования замкнутого андроцейного валика на его внутреннем склоне начинается почти одновременное обособление примордиев первых тычинок. Уровень расположения примордиев внутреннего круга заметно ниже того уровня, на котором появляются примордии последующих тычинок.

На формирование примордиев тычинок внутреннего круга расходуется лишь часть меристематического валика, бóльшая часть его остается еще некоторое время нерасчлененной (рис. 3, $Б_1$, $Б_2$). По мере заложения новых кругов тычинок (рис. 3, $В_1$, $В_2$) происходит дальнейшее, теперь уже незначительное центробежное разрастание валика. Диаметр зоны андроцея при заложении тычиночных примордиев с первого по четвертый круг увеличивается от 0.50 до 0.65 мм.

Примордии каждого последующего круга закладываются очень близко к предыдущим, располагаясь в промежутках между ними так, что площадь андроцейного валика используется наиболее рационально для размещения зачатков максимального числа тычинок. Для первых трех кругов, включая внутренний, сохраняется примерно шахматный порядок расположения. Однако последующие круги настолько сближены. что некоторые из зачатков с равным успехом можно отнести как к одному, так и к другому кругу, и шахматный порядок их расположения уже не прослеживается. От центра цветка к периферии происходит постепенное нарастание числа тычинок в кругах.

Тычиночные примордии четвертого круга закладываются на вершине андроцейного валика. Запас неизрасходованной меристемы остается только на наружном склоне валика (рис. 3, $Г_1$, $Г_2$). Примордии следующих тычинок формируются по краю этого довольно отвесного склона очень близко друг к другу; таким образом возникает большинство тычиночных примодиев андроцея. От момента появления примордиев четвертого круга до момента сформирования большинства зачатков тычинок (рис. 3, $Д_1$, $Д_2$) диаметр зоны андроцея увеличивается от 0.65 до 1 мм.

Гистогенез

На стадии перехода к формированию андроцея флоральный апекс характеризуется двумя четкими слоями поверхностных клеток. Под этими слоями клеточные деления происходят в различных плоскостях, поэтому, говоря о третьем-четвертом и более глубоких слоях, мы будем

иметь в виду не слоистость меристемы, а лишь глубину залегания тех или иных клеток от поверхности апекса.

На начальных стадиях развития андроцейного валика в двух наружных клеточных слоях идут антиклинальные деления (во втором слое можно наблюдать и отдельные периклинальные деления). В третьем-четвертом слоях и глубже выявляется очаг клеток, интенсивно делящихся в разных направлениях (рис. 4, A_1, A_2). На продольных срезах они приурочены к медианной части меристемы валика и обеспечивают основное разрастание его объема. При заложении первых тычиночных примордиев очаг разнонаправленных глубинных делений на продольных срезах становится различим у наружного края валика, что свидетельствует о его центробежном разрастании (рис. 4, $Б_1$, $Б_2$). Под местом выпячивания примордия отдельной тычинки в третьем-четвертом слоях наблюдается меньшая по размеру группа делящихся клеток, а в субдерматогене — отдельные периклинальные деления (рис. 4, $В_1$, $В_2$). Между очагами делений всего валика и отдельного тычиночного примордия возникает узкий слой (одна-две клетки) вакуолизирующихся вытягивающихся клеток. Он наблюдается и при заложении внутреннего круга примордиев, и при заложении тычинок последующих кругов (рис. 4, $В_1$, $В_2$). Увеличение поверхности валика, согласованное с увеличением его объема, обеспечивают антиклинальные деления, происходящие в двух наружных слоях.

После заложения зачатки отдельных тычинок начинают расти своей верхушкой за счет периклинальных делений в субэпидермальном слое (рис. 4, $В_1$ $В_2$).

Вскоре становятся заметными ряды клеток, возникшие в результате делений, направленных перпендикулярно оси примордия. Это свидетельствует о начале интеркалярного роста зачатков тычинок.

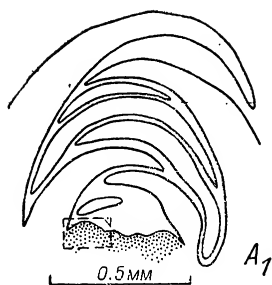
Таким образом, радиальное и апикальное разрастание валика происходит прежде всего за счет глубинных делений в третьем-четвертом слоях и глубже, тогда как в выпячивании тычиночного примордия, кроме того, принимают участие и периклинальные деления в субдерматогене.

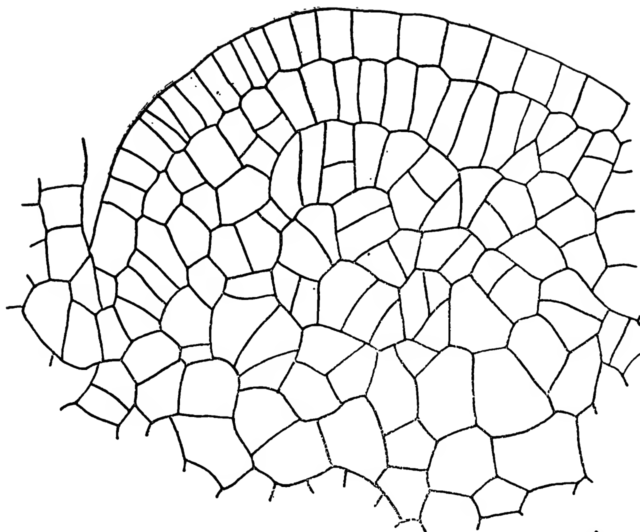
Тычинки в андроцее, расположенные ближе к наружному кругу, в отличие от примордиев предшествующих кругов закладываются на более крутом наружном склоне андроцейного валика. В это время на продольных срезах в наружной части валика уже не наблюдается мощного очага глубинных делений, его центробежное разрастание в основном закончено (различимы лишь отдельные деления, параллельные наружному склону валика). Происходит перераспределение роста: деления в третьем-четвертом слоях обеспечивают поднятие наружного склона валика до уровня отхождения предшествующих тычинок и способствуют заложению на нем тычиночного примордия (рис. 4, $Г_1$, $Г_2$). Глубинные деления при заложении самых наружных тычиночных примордиев сопровождаются антиклинальными делениями в двух наружных клеточных слоях. Таким путем закладывается бо́льшая часть тычинок андроцея.

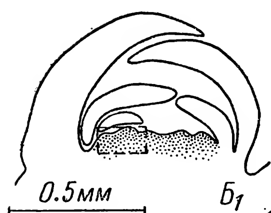
Анатомия проводящей системы

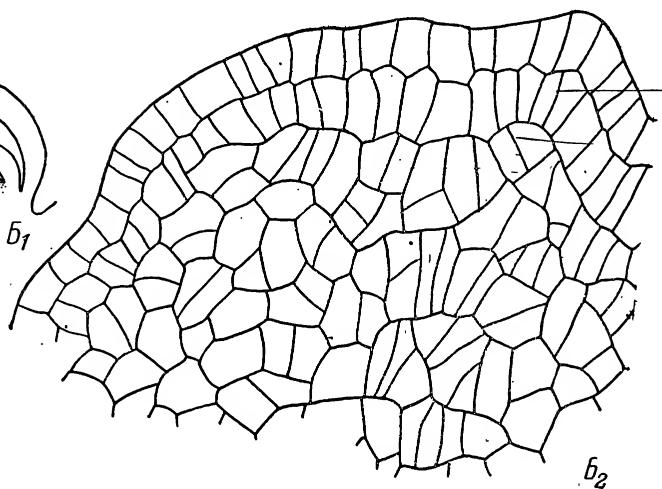
Сосудистая система цветка изучалась как на сформированном цветке, так и на различных стадиях его развития.

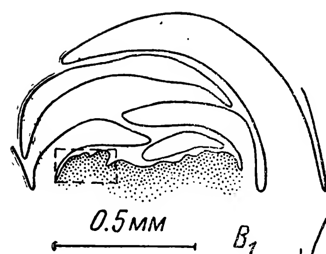
Следы чашелистиков отчленяются от стели цветоложа по спирали. Несколько выше по оси последовательно отчленяются однолакунные однопучковые следы лепестков. Пять следов внутренних лепестков отчленяются друг за другом с очень малым интервалом, так что представляются отходящими от стели одновременно. Однако изучение более молодых стадий развития цветочной почки подтверждает последовательное отчленение следов в соответствии с последовательным заложением примордиев лепестков.

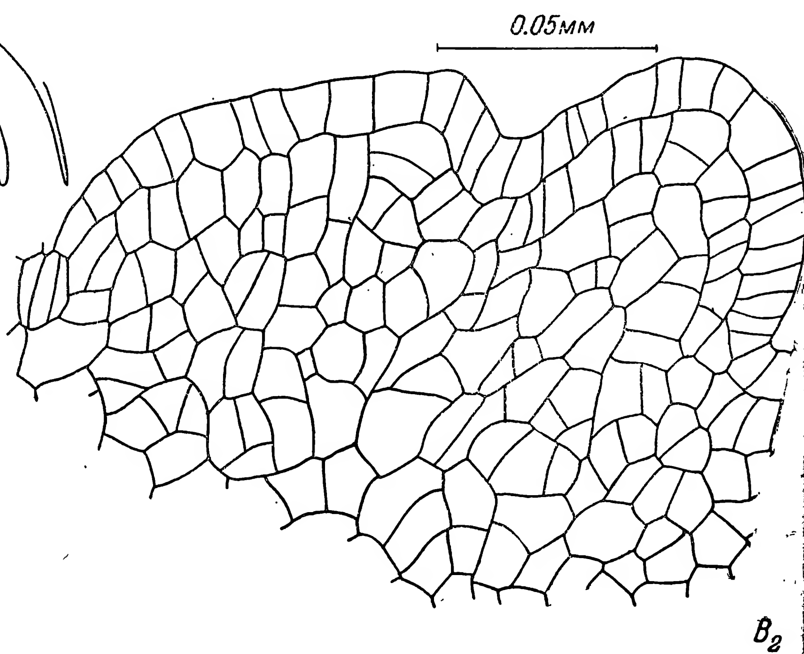

0.5мм
A_1


A_2


0.5мм
$Б_1$


$Б_2$


0.5мм
$В_1$


0.05мм
$В_2$

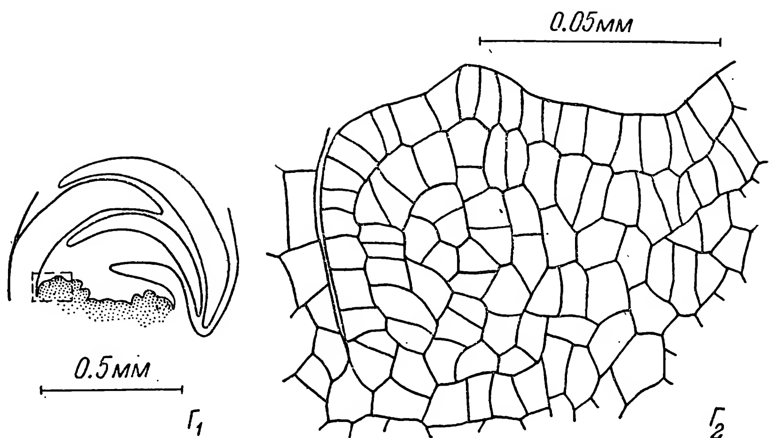


Рис. 4. Гистогенез в зоне андроцея на продольных срезах.

$А_1$ — стадия андроцейного валика, $А_2$—фрагмент среза; $Б_1$—стадия заложения тычиночных примордиев первого круга, $Б_2$ — фрагмент среза; $В_1$ — стадия заложения тычиночных примордиев второго круга, $В_2$ — фрагмент среза; $Г_1$ — стадия заложения примордиев на наружном склоне валика, $Г_2$ — фрагмент среза.

Для андроцея особенность проводящей системы состоит в том, что пучки, снабжающие отдельные многочисленные тычинки (в каждую тычинку входит один пучок), являются ответвлениями нескольких сосудистых андроцейных стволов наподобие ветвей дерева. Такой тип проводящей системы был обнаружен для ряда семейств, включая и сем. *Theaceae* (Sporne, 1958; Wilson, 1965). Общее число андроцейных стволов, насчитанных нами во взрослом цветке, было 10—11. Андроцейные стволы отходят от стели цветоложа практически одновременно, равномерно распределяясь по окружности (рис. 5). На ранних стадиях развития цветочной почки (на серии поперечных срезов) можно насчитать несколько большее число крупных пучков, снабжающих андроцей, — 13—17 (по числу тычинок внутреннего круга). Нередко на поперечных срезах видно, что 2 или 3 из них при отчленении от стели очень сближены и представляют собой практически единые пучки; в сформированном цветке они становятся разветвлениями одного ствола. Действительно, в развитом цветке некоторые андроцейные стволы являются более мощными и сильнее ветвящимися по сравнению с другими.

Андроцейные стволы имеют небольшую протяженность своей общей части. Вскоре они разветвляются на несколько крупных ветвей, которые в свою очередь будут ветвиться дальше. В отдельные тычинки идут ответвления второго и третьего порядков за исключением тычинок внутреннего круга, в которые, по-видимому, направляются ответвления первого порядка (рис. 5). Соответственно снабжающие их ветви — более длинные и мощные. Это скорее всего стоит в связи с тем, что тычинки внутреннего круга закладываются первыми в андроцее и остаются достаточно самостоятельными, не участвуя в образовании «тычиночной трубки».

На серии поперечных срезов бутона 4—6 мм длиной при наблюдении снизу вверх (рис. 6, *А—В*) мы видим следующую картину: после отчленения от стели следов чашелистиков и большинства лепестков (рис. 6, *А*) при отхождении пучков в один-два самых последних лепестка стель распадается на большое число пучков, представляющих собой андроцейные стволовые тяжи (рис. 6, *Б*), которые вскоре отходят к периферии, а в центре остаются пучки, идущие в плодолистики (рис. 6, *В*). Нередко на тонких срезах наблюдалось, что следы одного-двух последних лепестков при отхождении от стели составляют единое целое или очень тесно сбли-

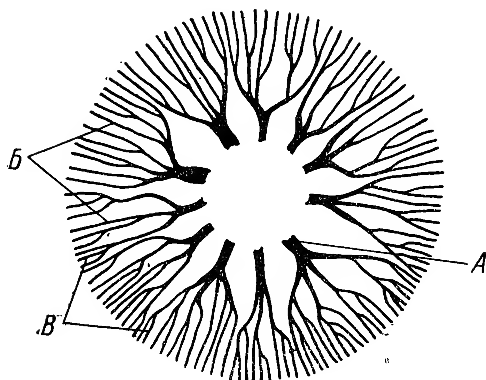


Рис. 5. Проводящая система андроцея чая.

А — участок общей части ствола в месте отчленения от стели; *Б* — ответвления, снабжающие тычинки внутреннего круга, *В* — ответвления, снабжающие прочие тычинки.

жены с одним-тремя стволовыми андроцейными тяжами. Последние вскоре отделяются от лепестковых следов — по одному или по два от каждого — и идут независимо.

При препарировании просветленных крупных бутонов и вычленении андроцейных стволов мы убедились, что большинство из них отходит от стели самостоятельно и не связано с лепестковыми пучками. Это показано на рис. 5 в виде отдельно изображенных андроцейных сосудистых стволов.

На серии схем продольных срезов проследим формирование андроцейных стволов в онтогенезе цветка.

Рис. 6. Ход лепестковых следов и андроцейных сосудистых стволов на схемах поперечных срезов цветоложа.

А — отчленение от стели следов лепестков, *Б* — отчленение следов последних лепестков и дробление стели на многочисленные пучки андроцейных стволов, *В* — перемещение андроцейных стволов к периферии, группирование в центре пучков плодолистиков. *ппл* — проводящий пучок лепестка, *ас* — андроцейный ствол, *ппп* — проводящий пучок плодолистика.

Рис. 7. Становление проводящей системы андроцея.

А — стадия андроцейного валика, *Б* — заложение первых тычиночных примордиев, *В* — заложение четвертого круга андроцея, *Г* — формирование тычинок после заложения всех тычиночных примордиев, *Д* — распустившийся цветок. *ппа* — первый проводящий пучок андроцея, *пт* — проводящий пучок к тычинке, *ас* — общая часть андроцейного ствола, *плк* — плексус (*цифрами* обозначена принадлежность к кругу андроцея); остальные обозначения, как на рис. 1, 3 и 6.

Прежде всего на стадии андроцейного валика до видимого выпячивания тычинок на довольно большой глубине становится различим зачаток проводящего пучка, идущий в направлении гребня валика (рис. 7, *А*). В начале заложения примордиев тычинок внутреннего круга под каждым из них формируется зачаток сосудистого тяжа, который, причленяясь в дальнейшем к зачатку первого пучка, составит основу андроцейного ствола проводящей системы (рис. 7, *Б*). По мере заложения тычиночных примордиев последующих кругов появляются снабжающие их пучки. Они последовательно причленяются к пучкам ранее заложившихся тычинок или к общему стволовому пучку (рис. 7, *В*, *Г*). Таким образом формируется древовидно ветвящаяся структура андроцейного ствола. Дифференциация проводящих следов отдельных тычинок идет, по всей видимости, как сверху вниз — под воздействием закладывающегося примордия, так и снизу вверх — от наиболее близко подходящего пучка, проводящие элементы которого достаточно дифференцированы.

Во взрослом цветке в цветоложе сосудистая ткань наблюдается в виде мощного скопления — плексуса (рис. 7, *Д*). На продольных срезах плексус выглядит сплошным массивом, а при препарировании в нем обнаруживается четкая обособленность лепестковых следов от проводящей ткани андроцейных стволов.

Обсуждение результатов

Взрослый цветок *Thea sinensis*, по нашим наблюдениям, характеризуется рядом признаков, которые рассматриваются как примитивные (Тахтаджян, 1966). Это крупный цветок; чашелистики и лепестки закладываются в нем по спиралям. Число членов венчика непостоянно, морфологически они неоднородны. Большое число тычинок располагается неупорядоченными кругами. Число плодолистиков непостоянно.

О примитивности цветка чая говорят также некоторые признаки его биологии, приводимые в литературе: круглогодичное цветение чая в естественных условиях произрастания (на о. Ява, например) и растянутость периода цветения в районах акклиматизации (например, с сентября по январь в Грузии); образование большого количества зрелой пыльцы; привлечение очень разнородной группы насекомых-опылителей: пчел, ос, жуков и муравьев, а также бесполезных и просто вредных для цветка насекомых (Бахтадзе, 1932).

В качестве несовершенного признака в цветке чая оценивается и выделение нектара при морфологически невыраженных нектарниках; выделение при этом происходит, по-видимому, клетками тычиночных нитей, сросшихся с основаниями лепестков (Карташова, 1965).

Относительно подвинутым признаком цветка чая является многочленность андроцея, по всей вероятности, вторичная, поскольку составляющие его тычинки закладываются центробежно на радиально (тоже центробежно) разрастающемся валике. Однако андроцей, как и весь цветок чая, имеет ряд примитивных черт: отсутствие четких кругов тычинок, т. е. некоторая неупорядоченность их возникновения; отсутствие определенного численного соотношения между тычинками и элементами околоцветника и упорядоченного расположения этих органов по отношению друг к другу.

Проводящая система андроцея, состоящая из многочисленных довольно сильно разветвленных стволов, равномерно распределяющихся вокруг стели, также может быть расценена как примитивная по сравнению с андроцейными стволами, представленными в меньшем количестве, объединенными в группы по нескольку штук и имеющими более редуцированное ветвление (что, как правило, связано с пучковым строением андроцея, как, например, у некоторых видов *Hibbertia*; Wilson, 1965).

Заложение проводящих пучков, составляющих стволы андроцея, в количестве 13—15 определяется, по всей видимости, числом тычинок внутреннего круга, а структура стволов легко объясняется онтогенетически: первые тычинки опережают в своем заложении и развитии последующие.

Снабжающие их пучки оказываются более развитыми, поэтому естественно, что пучки близлежащих новых тычинок причленяются к пучкам первых тычинок, а не прямо к стели цветоложа или глубоко расположенным пучкам большинства лепестков и чашелистиков.

Что касается взаимосвязи андроцейных стволов и следов лепестков, то этот вопрос связан с проблемой происхождения венчика.

Н. В. Первухина (1965) считает, что существует общий для лепестка и группы тычинок проводящий «ствол», имеющий довольно большое протяжение, и делает на основании этого вывод об общности происхождения лепестков и тычинок чая. Однако наши данные подтверждают независимое отчленение андроцейных стволов от стели. На серии схем поперечных срезов, приводимых в работе Первухиной в качестве иллюстрации, разветвление лепестка на систему жилок могло дать повод принять их за отчленения тычиночных следов. Что касается контакта единичных андроцейных стволов со следами самых последних лепестков, то он выражен только при самом отчленении их от стели и может быть объяснен тесной близостью контактирующих пучков при почти одновременном их заложении или как результат вертикальной конденсации цветочной оси (Wilson, 1965). Последним можно объяснить и слияние в онтогенезе андроцейных пучков, составляющих стволы, с уменьшением их числа.

Заложение валика с первоначального разрастания цветочного апекса в виде пяти неравномерно поднимающихся участков определяется, по-видимому, пространственными возможностями, ограниченными расположением пяти внутренних лепестков. Это же обстоятельство приводит к тому, что андроцейный валик приобретает очертания пятиугольника.

Органогенез андроцея чая по таким признакам, как формирование тычинок на ранее заложившемся андроцейном валике, характер их распределения на нем, сходен с органогенезом центробежных многочисленных андроцеев массивных цветков некоторых *Actinidiaceae*, *Buxaceae*, *Dilleniaceae*, описанных Корнером (Corner, 1946). Корнер считает, что такой тип андроцея является производным от многотычинковых цветков современной формы с нормальной акропетальной последовательностью заложения тычинок. Порядок развития, по его мнению, был изменен за счет резкого прекращения апикального роста цветочной почки при продолжающемся радиальном росте между гинецеем и околоцветником. Такой тип андроцея представляется ему исходным для дальнейших эволюционных преобразований центробежного множественного андроцея — его упорядочения и редукции. Наши исследования приводят нас к выводу, что данная трактовка Корнера вполне применима и к андроцею *Thea sinensis*. Многочисленность андроцея у чая, вполне вероятно, может иметь вторичную природу, в то же время такой тип андроцея может послужить исходным для других форм многочленного центробежного андроцея, в том числе пучкового, который имеет черты большей упорядоченности.

Несомненно, что для выяснения линий эволюционного развития андроцея с большим числом членов и для правильной интерпретации онтогенетических данных более ценным будет сопоставление близкородственных таксонов с различными типами андроцея. Это должно послужить предметом дальнейших исследований.

Выражаю глубокую благодарность за большую помощь в работе и ценные замечания при подготовке статьи М. М. Лодкиной и М. Ф. Даниловой.

ЛИТЕРАТУРА

Бахтадзе К. Е. 1932. Опыление чая в Грузии. Советские субтропики. 2, 12.
Карташова Н. Н. 1965. Строение и функция нектарников.
Первухина Н. В. 1965. Околоцветник *Thea sinensis* L. и его происхождение. В кн.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.—Л.
Тахтаджян А. Л. 1966. Система и филогения цветковых растений.
Corner E. J. H. 1946. Centrifugal stamens. J. Arnold Arb., 27, 4.
Hiepko P. 1964. Das zentrifugale Androeceum der *Paeoniaceae*. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 77, 10.

L e i n s P. 1964. Das zentripetale und zentrifugale Androeceum. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 77, 1. — 1971. Das Androeceum der Dicotylen. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 84, 3/4. — 1975. Die Beziehungen zwischen multistaminaten und einfachen Androceen. Bot. Jahrb. Syst., 96, 1—4.
M e r x m ü l l e r H. 1972. Systematic botany — an unachived problem synthesis. Biol. J. Linn. Soc., 4, 4.
S a t t l e r R. 1968. A technique for the study of floral development. Can. J. Bot., 46. — 1972. Centrifugal primordial inception in floral development. In: Advances in plant morphology. Meerut.
S p o r n e K. R. 1948. A note on a rapid clearing technique of wide application. New Phytol., 47, 2. — 1958. Some aspects of floral vascular systems. Proc. Soc. London, 169, 1, 2.
W i l s o n C. L. 1965. The floral anatomy of the *Dilleniaceae*. I. Hibbertia androecium. Phytomorphology, 15, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 IV 1979.

SUMMARY

Androecium of *Thea sinensis*, as well as its organogenesis, histogenesis and vascular anatomy have been studied. Description of the formation of circular ridge, on which numerous (up to 200) stamens are centrifugally initiated, is given. The vascular system of the androecium arises as dendroid stamen supplies with common trunks (more than 10 in each flower), which join the stele independently. The meaning of the studied characters is discussed. The investigated type of androecium is regarded as the starting point with respect to other secondary-polymerous types, in which stamens initiate on the previously expanded meristematic areas.

УДК 576.312.32/.38 : 511.1 : 58 (571.651)

П. Г. Жукова

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ЮЖНОЙ ЧУКОТКИ

P. G. ZHUKOVA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME SOUTHERN CHUKOTKA PLANT SPECIES

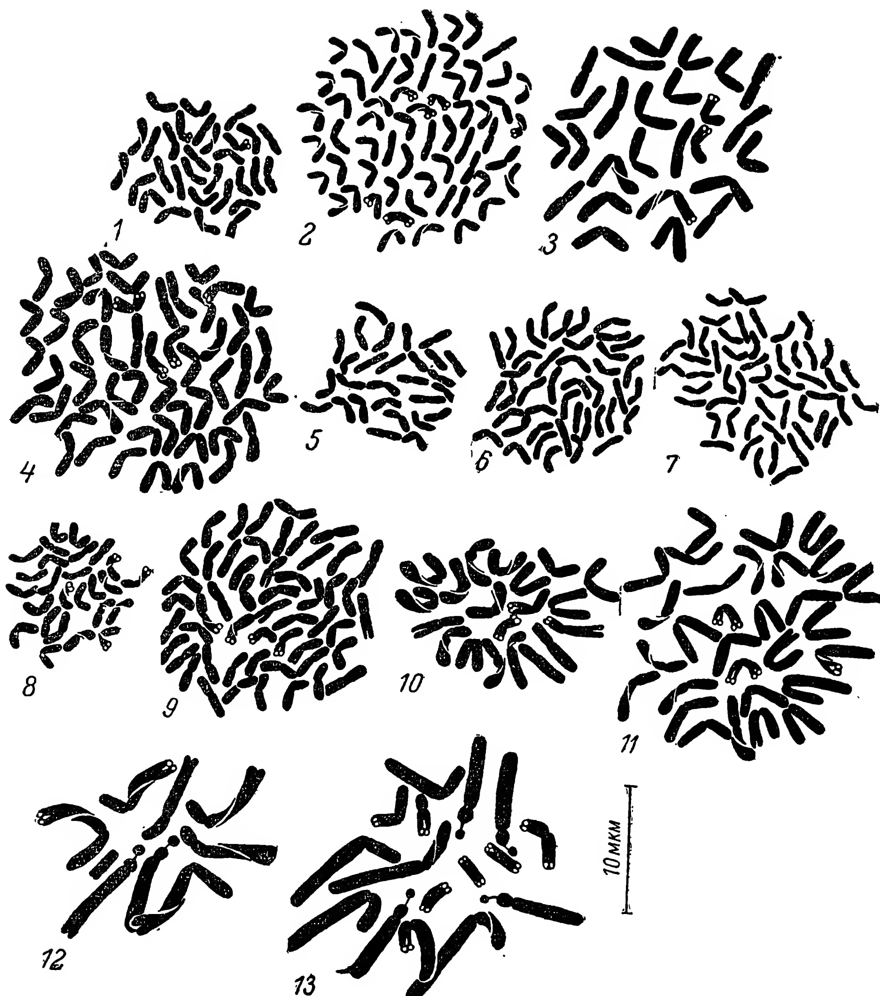
Излагаются результаты исследования хромосомных чисел у 214 видов сосудистых растений из южных районов Чукотки.

Приводятся новые числа хромосом для 18 видов. Впервые публикуются данные о числе хромосом у *Alopecurus stejnegeri* — 2n≈150, *Carex falcata* — 2n=48, *Thlaspi kamtschaticum* — 2n=14, *Dryas incisa* — 2n=18, *Potentilla anadyrensis* — 2n=14, *Astragalus pseudoadsurgens* — 2n=32, *Artemisia laciniatiformis* — 2n=36. Обсуждаются случаи выявления новых хромосомных рас у некоторых таксонов.

Летом 1977 г. в некоторых районах Чукотского национального округа продолжались ботанико-географические исследования группы растительного покрова Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. В ходе экспедиционных работ проводилось кариологическое изучение видов местной флоры. В течение сезона в разных пунктах Южной Чукотки автором было зафиксировано более 400 образцов растений. Основная часть сборов была проведена на территории Анадырского района: в северо-западной части хребта Рарыткин (бассейн р. Лесной), в западной части хребта Пекульней (бассейны рек Бычьей и Северный Пекульнейвеем) и в Усть-Бельских горах (окрестности прииска Отрожного). В настоящую публикацию включены результаты обработки этих материалов, а также данные, полученные автором ранее при изучении растений из других районов Южной Чукотки, в частности из окрестностей пос. Беринговский (северо-восточная оконечность Корякского нагорья), зафиксированных Н. В. Груздевой и А. К. Сытиным.

Постоянные препараты и гербарные образцы исследованных растений хранятся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР.

Большинство определений хромосомных чисел, приводимых в таблице, не требуют специального обсуждения. Они совпадают с данными, полученными ранее, и главным образом расширяют и дополняют сведения о географическом распространении хромосомных рас. Отдельного рассмотрения заслуживают лишь немногие случаи. В частности, обращает на себя внимание выявление новой, гексаплоидной расы (2n=42) у *Arctagrostis arundinacea*. У этого вида ранее неоднократно определялось число хромосом 2n=28 (ХЧЦР, 1969; A. Löve, D. Löve, 1975). По своим макроморфологическим признакам изученный нами образец несколько отличается от типичной формы сравнительно короткой метелкой, бóльшими размерами и формой колосковых чешуй, но эти отличия вполне укладываются в диапазон изменчивости *A. arundinacea* на Северо-Востоке СССР. Естественно предположить, что 42-хромосомная раса этого вида возникла путем гибридизации обычного 28-хромосомного *A. arundinacea* и 56-хромосомного *A. latifolia* (R. Br.) Griseb. Оба вида на Северо-Востоке обнаруживают встречные уклонения и подчас трудно разграничиваются.



Метафазные пластинки: *1 — Dianthus repens* Willd., 2n=30; *2 — D. repens*, 2n=60; *3 — Stellaria calycantha* (Ledeb.) Bong., 2n=26; *4 — S. calycantha*, 2n=52; *5 — Cardamine microphylla* Adams, 2n=28; *6 — C. microphylla*, 2n=42; *7 — C. microphylla*, 2n=52; *8 — Ledum decumbens* (Ait.) Small, 2n=26; *9 — L. decumbens*, 2n=52; *10 — Androsace bungeana* Schischk. et Bobr. s. l., 2n=20, *11 — A. bungeana*, 2n=30; *12 — Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz., 2n=8; *13 — C. chrysantha*, 2n=16.

У двух образцов *Bromus arcticus* найдено 2n=56, чаще же у растений этого вида отмечались числа 2n=28 и 2n=42 (Цвелев, 1976; Жукова, Петровский, 1977), и только на востоке Чукотского п-ова недавно была встречена октоплоидная раса (Юрцев, Жукова, 1978). Таким образом, в чукотской популяции *B. arcticus* имеются тетра-, гекса- и октоплоидные растения аналогично тому, как это имеет место у *B. inermis* (Цвелев, 1976).

Новое число 2n=52 обнаружено у *Festuca vivipara* (прежние определения на Северо-Востоке СССР — 2n=28, 42, ≈56).

Вновь подтверждено число хромосом 2n=46 для *Carex williamsii* (ср.: Юрцев, Жукова, 1978), в то время как в американской популяции установлено 2n=18 (A. Löve et al., 1957). В этой связи желательны новые определения числа хромосом у *C. williamsii* в других частях ареала этого вида.

Изучение хромосомных чисел у совместно произрастающих растений *Betula exilis* и *B. middendorffii* дает возможность предполагать, что 42-хромосомные образцы кустарниковых берез, обладающие одновременно признаками обоих названных видов, имеют гибридную природу. Следует отметить, что растения сходного облика многочисленны в полосе южных тундр и местами образуют обширные заросли. Так, в окрестностях пос.

Шахтерского на северном побережье Анадырского лимана они встречаются намного чаще, чем настоящая *B. middendorffii*, и нередко растут вперемежку с типичной *B. exilis* (с мелкими округлыми листьями и темными побегами).

Впервые на Чукотке встречена хромосомная раса *Dianthus repens* с 2n=30, ранее отмечавшаяся только в Америке (Johnson, Packer, 1968; Жукова, Петровский, 1975; Жукова и др., 1977).

Впервые отмечены диплоидные растения у *Stellaria calycantha* с 2n=26. Прежде у *S. calycantha* встречались только тетраплоидные растения (см. рисунок, *3*, *4*).

2n=26 встречено у растений *Stellaria*, по всем внешним признакам чрезвычайно сходных с *S. fischeriana*, но отличающихся от последнего вида отсутствием опушения на верхней стороне листьев (см. таблицу, № 77-125). Скорее всего в данном случае мы имеем дело с особой формой *S. fischeriana*, для которой предлагается соответствующее наименование.[1]

У *Wilhelmsia* (*Merckia*) *physodes* отмечено самое низкое число хромосом из выявленных ранее в Чукотской популяции этого вида — 2n=60. Близкое к этому число было найдено на Аляске (Packer, Mc Pherson, 1974).

Новая хромосомная раса с 2n=28 выявлена у *Cardamine microphylla* (см. рисунок, *5—7*). Прежде были известны только расы с 2n=42, 52 (Жукова, Тихонова, 1973) и 2n=64 (Mulligan, 1965); 2n=28 ранее отмечалось у родственных видов *C. hyperborea* O. E. Schulz и *C. digitata* Richards. (Жукова, Петровский, 1971, 1972, 1975, 1976, 1977; Жукова, Тихонова, 1973); 2n=24 впервые обнаружено у *Saxifraga cernua*, наименьшим хромосомным числом у этого вида до последнего времени считалось 2n=36 (A. Löve, D. Löve, 1975).

Декаплоидная *Potentilla arenosa* с 2n=70 дополняет серию кариологических рас, ранее выявленных у агрегатного вида, объединяющего формы, определяемые как *P. hookeriana* Lehm. и *P. arenosa* Turcz. (A. Löve, D. Löve, 1975; Жукова, Петровский, 1976).

Впервые отмечены диплоидные растения с 2n=26 у *Ledum decumbens* (см. рисунок, *8*, *9*). До сих пор у этого таксона была известна только тетраплоидная раса. Исследованный нами образец относится к типичной форме этого вида и внешне ничем не отличается от ранее изученных нами тетраплоидных растений *L. decumbens* из других районов Чукотки (Жукова, Петровский, 1976).

Растение *Androsace bungeana* Schischk. et Bobr. s. l. с 2n=30 представляет собой триплоидную расу вида; у всех ранее изученных образцов, относимых к этому таксону, было определено 2n=20 (см. рисунок, *10*, *11*; Жукова, 1965а, б, 1966). Никаких внешних отличий у триплоидного образца не отмечено.

Новая хромосомная раса с 2n=48 найдена у *Mertensia kamczatica*. Прежде у этого вида были известны только 24-хромосомные растения (Соколовская, 1963).

Дважды подсчитано число хромосом у *Leontopodium kurilense* (2n=48). Ранее у этого вида было известно 2n=26 (Sakai, 1934). У близкородственного таксона *L. campestre* Beauv. отмечено 2n=49 (Соколовская, Стрелкова, 1938, 1948). Дважды на Южной Чукотке были найдены 16-хромосомные растения *Crepis chrysantha*. До сих пор у всех исследованных образцов этого вида отмечалось только 2n=8 (см. рисунок, *12*). Растения обеих хромосомных рас внешне между собой ничем не отличаются.

Неоднократные определения хромосомных чисел в разных частях ареала того или иного таксона продолжают доставлять новую информацию, побуждающую к тщательному изучению отдельных форм, рас и целых видовых комплексов, собранных нами летом 1977 г., значительную часть которых составляют образцы, относящиеся к таксонам, требующим критической обработки. После идентификации этих образцов специалистами будут опубликованы и соответствующие кариологические данные.

---

[1] *Stellaria fischeriana* Sér. f. *nudifolia* forma nov. *Foliae glabrae.*

Числа хромосом у исследованных видов

Вид, номер образца		2n	Место сбора образца
Sparganium hyperboreum Laest.	77-298	30	Р. Сев. Пекульнейвеем
Agrostis vinealis Schreb ssp. *kudoi* (Honda) Tzvel.	77-100	28	Хр. Рарыткин
Alopecurus stejnegeri Vasey	74-07C	≈150**	Пос. Беринговский
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal	77-334	28	Р. Сев. Пекульнейвеем
	77-136	42*	Хр. Рарыткин
Bromus arcticus Shear	77-388	56	Пос. Отрожный
	77-297	56	Р. Сев. Пекульнейвеем
B. pumpellianus Scribn.	77-305	56	» » »
	77-306	56	» » »
	74-11C	56	Пос. Беринговский
	74-36C	56	» »
	77-352	56	Р. Сев. Пекульнейвеем
	77-284	56	» » »
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	77-111	42	Хр. Рарыткин
Calamagrostis angustifolia Kom. ssp. *tenuis* (V. Vassil.) Tzvel.	77-353	28	Р. Сев. Пекульнейвеем
C. purpurea (Trin.) Trin. ssp. *purpurea*	77-96	28	Хр. Рарыткин
	77-117	28	» »
	77-195	28	Р. Бычья
	77-356	28	Р. Сев. Пекульнейвеем
C. purpurascens R. Br.	77-131	42	Хр. Рарыткин
	77-281	42	Р. Сев. Пекульнейвеем
C. sesquiflora (Trin.) Tzvel.	74-48C	28	Пос. Беринговский
Deschampsia komarovii V. Vassil.	77-333	26	Хр. Рарыткин
D. sukatschewii (Popl.) Roshev.	77-382	52	Пос. Отрожный
Festuca auriculata Drob.	77-39	14	Хр. Рарыткин
	77-123	14	» »
F. brevissima Jurtz. ssp. *contracta* Jurtz.	77-155	14	Р. Бычья
F. cryophila V. Krecz. et Bobr.	77-307	42	Р. . Сев. Пекульнейвеем
	77-325	42	» » »
	77-381	42	Пос. Отрожный
F. vivipara (L.) Sm.	77-296	52*	Р. Сев. Пекульнейвеем
Leymus interior (Hult.) Tzvel.	77-294	28	» » »
	77-351	28	» » »
Phippsia algida (Soland.) R. Br.	77-31	28	Хр. Рарыткин
	77-230	28	Р. Бычья
	77-322	28	Р. Сев. Пекульнейвеем
Arctopoa eminens (Presl) Probat.	74-14C	42	Пос. Беринговский
Poa malacantha Kom.	77-259	62	Р. Бычья
P. paucispicula Scribn. et Merr.	77-189	42	» »
Juncus leucochlamys Ling. var. *borealis* Tolm.	77-197	>90	» »
J. haenkei E. Mey.	74-13C	84*	Пос. Беринговский
Luzula multiflora (Retz.) Lej. ssp. *kjellmaniana* (Miyabe et Kudo) Tolm.	77-148	36	Хр. Рарыткин
L. multiflora ssp. *sibirica* V. Krecz.	77-417	36	Пос. Отрожный
L. parviflora (Ehrh.) Desv.	77-160	24	Р. Рыбачья
L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil.	77-76	24	Хр. Рарыткин
L. unalaschkensis (Buch.) Satake	77-338	36	Р. Сев. Пекульнейвеем
Allium schoenoprasum L.	77-99	16	Хр. Рарыткин
Iris setosa Pall.	77-23	38	» »
	74-38C	38	Пос. Беринговский
Tofieldia coccinea Richards.	77-171	30	Р. Бычья
Veratrum album L.	77-61	32	Хр. Рарыткин
Coeloglossum viride (L.) Hartm.	77-277	40	Р. Сев. Пекульнейвеем
Salix chamissonis Anderss.	77-95	114	Хр. Рарыткин
	77-101	114	» »
S. hastata L.	77-12	38	» »
S. lanata L. ssp. *richardsonii* (Hook.) A. Skv.	77-149	38	» »
S. myrtilloides L.	77-309	38	Р. Сев. Пекульнейвеем
S. ovalifolia Trautv.	74-12C	38	Пос. Беринговский
S. phlebophylla Anderss.	74-51C	38	» »
S. reticulata L.	77-75	38	Хр. Рарыткин
S. saxatilis Turcz.	77-92	76	» »
	77-390	76	Пос. Отрожный
S. sphenophylla A. Skv.	74-49C	38	Пос. Беринговский
Puccinellia hauptiana (V. Krecz.) Kitagawa	77-387	28	Пос. Отрожный

Вид, номер образца		2n	Место сбора образца
Trisetum spicatum (L.) Richt.	77-332	28	Р. Сев. Пекульнейвеем
Carex aquatilis Wahlb.	77-109	76	Хр. Рарыткин
C. atrofusca Schkuhr	77-318	38	Р. Сев. Пекульнейвеем
C. capitata L.	77-227	50	Р. Бычья
C. falcata Turcz.	77-415	48**	Пос. Отрожный
C. fuscidula V. Krecz.	77-254	54	Р. Бычья
C. holostoma Drej.	77-221	56	» »
C. lapponica O. F. Lang	77-110	56	Хр. Рарыткин
C. lyngbyei Hornem.	77-408	76	Пос. Отрожный
	77-220	76	Пос. Беринговский
C. membranacea Hook.	77-216	74	Р. Бычья
C. misandra R. Br.	77-280	40	Р. Сев. Пекульнейвеем
C. rostrata Stokes	77-115	>70	Хр. Рарыткин
C. scirpoidea Michx.	74-16C	62	Пос. Беринговский
C. stans Drej.	77-368	76	Пос. Отрожный
C. supina Wahlb. ssp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult.	77-157	36	Р. Бычья
C. williamsii Britt.	77-86	46	Хр. Рарыткин
Eriophorum angustifolium Honck.	77-118	58	» »
E. callitrix Cham.	77-83	60	» »
E. russeolum Th. Fries	77-119	58	» »
E. triste (Th. Fries) Hadač et D. Löve	77-20	60	» »
Scirpus maximowiczii C. B. Clarke	77-91	64	» »
Trichophorum caespitosum (L.) Hartm.	77-49	104	» »
Juncus castaneus Sm.	77-279	60	Р. Сев. Пекульнейвеем
Betula exilis Sukacz.	77-59	28	Хр. Рарыткин
B. middendorffii Trautv. et C. A. Mey.	77-57	56	» »
B. middendorffii×*B. exilis*	77-58	42	» »
B. extremiorientalis V. Vassil.	77-403	28	Пос. Отрожный
Oxyria digyna (L.) Hill	77-103	14	Хр. Рарыткин
Polygonum laxmannii Lepech.	77-220	20	Р. Бычья
Rumex acetosa L. ssp. *pseudoxyria* Tolm.	77-226	14	» »
R. arcticus Trautv.	77-104	120	Хр. Рарыткин
Claytonia acutifolia Pall.	77-88	32	» »
C. tuberosa Pall.	77-231	30	Р. Бычья
	77-360	30	Р. Сев. Пекульнейвеем
Cerastium jenissejense Hult.	77-292	72	» » »
C. beeringianum Cham. et Schlecht. s. str.	77-263	72	Р. Бычья
Dianthus repens Willd.	77-89	30*	Хр. Рарыткин
Minuartia biflora (L.) Schinz et Tell.	77-98	26	» »
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	77-150	46	» »
	77-248	46	Р. Бычья
Silene repens Patr.	77-395	24	Пос. Отрожный
Stellaria calycantha (Ledeb.) Bong.	77-47	26	Хр. Рарыткин
S. ciliatosepala Trautv.	77-249	72	Р. Бычья
S. fischeriana Sèr. f. *nudifolia*	77-125	26	Хр. Рарыткин
S. laeta Richards.	77-331	78	Р. Сев. Пекульнейвеем
S. umbellata Turcz.	77-198	26	Р. Бычья
Wilhelmsia physodes (Fisch.) McNeill	77-188	60*	Р. Бычья
Anemone sibirica L.	77-11	14	Хр. Рарыткин
Beckwithia chamissonis (Schlecht.) Tolm.	77-217	16	Р. Бычья
	77-324	16	Р. Сев. Пекульнейвеем
Caltha arctica R. Br.	77-407	32	Пос. Отрожный
	77-202	60	Р. Бычья
Delphinium brachycentrum Ledeb. ssp. *maydellianum* (Trautv.) Jurtz.	74-60C	16	Пос. Беринговский
Oxygraphis glacialis (Fisch.) Bunge	77-173	16	Р. Бычья
Pulsatilla nuttaliana (DC.) Bercht. et Presl ssp. *multifida* (Pritz.) Aichele et Schwegler	77-38	16	Хр. Рарыткин
Ranunculus affinis R. Br.	77-287	32	Р. Сев. Пекульнейвеем
	77-358	32	» » »
R. gmelinii DC.	77-397	32	Пос. Отрожный
R. hyperboreus Rottb.	77-203	32	Р. Бычья
	77-228	32	» »
	77-323	32	Р. Сев. Пекульнейвеем
R. monophyllus Ovcz.	77-56	48	Хр. Рарыткин
R. nivalis L.	77-66	48	» »
R. pygmaeus Wahlb.	77-04	16	» »

Вид, номер образца		2n	Место сбора образца
R. sulphureus Phipps	74-03С	80	Пос. Беринговский
Thalictrum alpinum L.	77-183	14	Р. Бычья
Trollius membranostylis Hult.	77-01	16	Хр. Рарыткин
	77-22	16	» »
	77-232	16	Р. Бычья
Dicentra peregrina (Rudolph) Makino	77-06	16	Хр. Рарыткин
Alyssum obovatum (C. A. Mey.) Turcz.	СГ-74-203	32	Пос. Усть-Белая
	77-301	32	Р. Сев. Пекульнейвеем
Arabis umbrosa Turcz.	СГ-74-204	16	Пос. Усть-Белая
Cardamine microphylla Adams	77-214	28*	Р. Бычья
	77-354	28*	Р. Сев. Пекульнейвеем
	77-162	42	Р. Бычья
C. victoris N. Busch	77-384	28	Пос. Отрожный
Draba kamtschatica (Ledeb.) N. Busch	74-220	16	Пос. Беринговский
Ermania parryoides Cham.	77-126	12	Хр. Рарыткин
Parrya nudicaulis (L.) Regel	77-19	28	» »
Thlaspi kamtschaticum Karav.	СГ-74-222	14**	Пос. Беринговский
Rhodiola rosea L.	74-53С	22	» »
	77-50	22	Хр. Рарыткин
Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht.	77-52	18	» »
	74-06С	18	Пос. Беринговский
Ribes triste Pall.	77-43	16	Хр. Рарыткин
Chrysosplenium tetrandrum (Lund) Th. Fr.	77-199	24	Р. Бычья
Ch. wrightii Franch. et Savat.	74-56С	24	Пос. Беринговский
Saxifraga cernua L.	77-262	24*	Р. Бычья
S. foliolosa R. Br.	77-290	56	Р. Сев. Пекульнейвеем
	77-335	56	» » »
S. funstonii (Small) Fedde	74-57С	92	Пос. Беринговский
S. grandipetala (Engl. et Irmsch.) A. Los.	74-47С	20	» »
	74-28	20	Хр. Рарыткин
S. hirculus L.	74-42С	16	Пос. Беринговский
S. hyperborea R. Br.	74-54С	26	» »
	77-05	26	Хр. Рарыткин
	77-22	26	» »
S. merckii Fisch.	74-02С	26	Пос. Беринговский
S. nelsoniana D. Don	74-33С	80	» »
S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky	74-34С	30	» »
	77-02	30	Хр. Рарыткин
	77-30	30	» »
S. redowskiana Sternb.	77-135	40	» »
S. setigera Pursh	77-165	16	Р. Бычья
	77-255	16	» »
S. tenuis Wahlb.	77-234	20	» »
	77-69	20	Хр. Рарыткин
Aruncus kamtschaticus Rydb.	77-44	18	» »
Comarum palustre L.	77-200	42	Р. Бычья
Dasiphora fruticosa (L.) Rydb.	77-94	14	Хр. Рарыткин
Dryas incisa Juz.	77-243	18**	Р. Бычья
D. punctata Juz.	74-62С	18	Пос. Беринговский
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle	77-170	28	Р. Бычья
Potentilla anadyrensis Juz.	77-316	14**	Р. Сев. Пекульнейвеем
	77-409	14	Пос. Отрожный
P. arenosa Turcz.	77-285	70*	Р. Сев. Пекульнейвеем
P. biflora Willd.	77-278	14	» » »
P. gelida C. A. Mey. s. l.	77-264	28	Р. Бычья
P. stipularis L.	77-79	28	Хр. Рарыткин
P. uniflora Ledeb.	77-223	28	Р. Бычья
	77-252	28	» »
P. vahliana Lehm.	77-265	28	» »
	77-320	28	Р. Сев. Пекульнейвеем
Sibbaldia procumbens L.	74-10С	14	Пос. Беринговский
Rubus arcticus L.	77-13	21	Хр. Рарыткин
Sanguisorba officinalis L.	77-288	28	Р. Сев. Пекульнейвеем
Spiraea stevenii Rydb.	77-62	18	Хр. Рарыткин
Astragalus frigidus (L.) A. Gray	77-310	16	Р. Сев. Пекульнейвеем
A. kolymensis Jurtz.	77-87	64	Хр. Рарыткин
A. pseudoadsurgens Jurtz.	77-314	32**	Р. Сев. Пекульнейвеем
	77-315	32	» » »

Вид, номер образца		2n	Место сбора образца
Oxytropis leucantha (Pall.) Bunge s. l.	77-393	96	Пос. Отрожный
O. semiglobosa Jurtz.	77-303	16	Р. Сев. Пекульнейвеем
O. tschuktschorum Jurtz.	77-260	32	Р. Бычья
	77-74	32	Хр. Рарыткин
	74-59С	32	Пос. Беринговский
Geranium erianthum DC.	77-46	28	Хр. Рарыткин
Viola repens Turcz.	77-09	24	» »
	77-350	24	Р. Сев. Пекульнейвеем
Epilobium anagallidifolium Lam.	77-48	36	Хр. Рарыткин
Hippuris vulgaris L.	77-112	32	» »
	77-299	32	Р. Сев. Пекульнейвеем
Bupleurum triradiatum Adams ssp. *arcticum* (Regel) Hult.	77-36	16	Хр. Рарыткин
Cnidium cnidiifolium (Turcz.) Schtschk.	77-239	22	Р. Бычья
Pyrola grandiflora Rad.	77-242	46	» »
P. incarnata Fisch.	77-184	46	» »
Andromeda polifolia L.	77-16	48	Хр. Рарыткин
Arctous alpina (L.) Niedenzu	77-102	26	» »
Ledum decumbens (Ait.) Small	77-146	26*	» »
Loiseleuria procumbens (L.) Desv.	77-15	24	» »
Rhododendron aureum Georgi	77-33	26	» »
Vaccinium uliginosum L. ssp. *microphyllum* Lange	77-93	48	» »
Androsace bungeana Schischk. et Bobr. s. l.	77-266	30*	Р. Бычья
Primula borealis Duby	77-304	18	Р. Сев. Пекульнейвеем
P. tschuktschorum Kjellm.	77-212	22	Р. Бычья
Trientalis europaea L. ssp. *europaea*	75-05С	90	Пос. Беринговский
Armeria arctica (Cham.) Wallr.	77-276	18	Р. Сев. Пекульнейвеем
Gentiana algida Pall.	77-182	24	Р. Бычья
G. glauca Pall.	77-14	24	Хр. Рарыткин
Polemonium acutiflorum Willd.	77-54	18	Хр. Рарыткин
Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge	77-47	24	» »
Mertensia kamczatica (Turcz.) DC.	77-10	48*	» »
	77-51	48*	» »
	74-52С	48*	Пос. Беринговский
Myosotis asiatica (Vestergr.) Schischk. et Serg.	77-163	24	Р. Бычья
	77-178	24	» »
	77-411	24	Пос. Отрожный
Dracocephalum palmatum Steph.	77-41	12	Хр. Рарыткин
	77-311	12	Р. Сев. Пекульнейвеем
Thymus oxyodontus Klok.	77-300	28	» » »
	77-128	28	Хр. Рарыткин
Lagotis minor (Willd.) Standl.	77-81	22	» »
	77-378	22	Пос. Отрожный
Pedicularis capitata Adams	77-68	16	Хр. Рарыткин
P. lapponica L.	77-25	16	» »
P. oederi M. Vahl	77-64	16	» »
Galium trifidum L. s. l.	77-114	24	» »
G. verum L.	77-396	42	Пос. Отрожный
Linnaea borealis L.	77-141	32	Хр. Рарыткин
Valeriana capitata Pall.	77-65	90	» »
Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman	74-55С	84	Пос. Беринговский
A. villifera Boriss.	77-191	28	Р. Бычья
	77-204	28	» »
Arnica frigida C. A. Mey.	77-391	56	Пос. Отрожный
	77-73	76	Хр. Рарыткин
A. iljinii (Maguire) Iljin	77-394	56	Пос. Отрожный
Artemisia arctica Less. ssp. *ehrendorferii* Korobk.	77-107	36	Хр. Рарыткин
	74-29С	36	Пос. Беринговский
A. borealis Pall.	77-240	18	Р. Бычья
	77-339	18	Р. Сев. Пекульнейвеем
A. frigida Willd.	77-317	18	» » »
K. glomerata Ledeb.	77-257	18	Р. Бычья
	74-39С	18	Пос. Беринговский
	77-77	18	Хр. Рарыткин
A. kruhsiana Bess.	77-130	18	» »
A. laciniatiformis Kom.	77-283	36**	Р. Сев. Пекульнейвеем

Вид, номер образца		2n	Место сбора образца
A. tilesii Ledeb.	77-241	18	Р. Бычья
	77-329	18	Р. Сев. Пекульнейвеем
	77-142	18	Хр. Рарыткин
Aster alpinus L.	77-153	18	Р. Бычья
	77-412	18	Пос. Отрожный
A. sibiricus L.	77-267	18	Р. Сев. Пекульнейвеем
	74-14С	18	Пос. Беринговский
	77-53	18	Хр. Рарыткин
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	77-134	16*	» »
	77-245	16*	Р. Бычья
Erigeron humilis Grah.	77-190	36	» »
E. komarovii Botsch.	77-176	18	» »
Leontopodium kurilense Takeda	77-361	48*	Р. Сев. Пекульнейвеем
	77-375	48*	Пос. Отрожный
Nardosmia frigida (L.) Hook.	77-67	60	Хр. Рарыткин
N. gmelinii Turcz.	77-215	56	Р. Бычья
Saussurea nuda Ledeb.	77-161	26	» »
	77-380	26	Пос. Отрожный
	77-106	26	Хр. Рарыткин
S. oxyodonta Lipsch.	77-63	26	» »
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	77-27	48	» »
S. jacuticus Schischk.	74-45С	48	Пос. Беринговский
S. kjellmanii A. E. Porsild	77-222	48	Р. Бычья
S. resedifolius Less.	74-35С	92	Пос. Беринговский
S. subfrigidus Kom.	74-24С	48	» »
Taraxacum sibiricum Dahlst.	77-235	24	Р. Бычья
T. soczavai Schischk.	77-236	24	» »

Примечание. Звездочкой отмечены новые числа хромосом, ранее не известные для данного таксона.
Двумя звездочками отмечены первые определения числа хромосом у данного таксона.

Пользуясь случаем, считаю приятным долгом выразить благодарность за помощь и ценные замечания по работе В. В. Петровскому и Б. А. Юрцеву.

ЛИТЕРАТУРА

Жукова П. Г. 1965а. Кариологическая характеристика некоторых видов растений Чукотского полуострова. Бот. ж., 50, 7. — 1965б. Кариологическая характеристика некоторых видов растений острова Врангеля. Бот. ж., 50, 9. — 1966. Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. Бот. ж., 51, 10.
Жукова П. Г., А. А. Коробков, А. Д. Тихонова. 1977. Хромосомные числа некоторых видов растений востока арктической Якутии. Бот. ж., 62, 2.
Жукова П. Г., В. В. Петровский. 1971. Хромосомные числа цветковых растений о. Врангеля. Бот. ж., 56, 2. — 1972. Хромосомные числа некоторых цветковых растений острова Врангеля. II. Бот. ж., 57, 4. — 1975. Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. Бот. ж., 60, 3. — 1976. Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. II. Бот. ж., 61, 7. — 1977. Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки, 3. Бот. ж., 62, 8.
Жукова П. Г., А. Д. Тихонова. 1973. Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки, 2. Бот. ж., 58, 3.
Соколовская А. П. 1963. Географическое распространение полиплоидных видов растений. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 15, 3.
Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. 1938. Явление полиплоидии в высокогорьях Памира и Алтая. ДАН СССР, 21, 1—2. — 1948. Географическое распределение полиплоидов. Исследование флоры Алтая. Уч. зап. Гос. пед. инст. им. Герцена, 66.
Хромосомные числа цветковых растений. 1969. Под ред. Ан. А. Федорова.
Цвелев Н. Н. 1976. Злаки СССР.
Юрцев Б. А., П. Г. Жукова. 1978. Цитотаксономический обзор однодольных востока Чукотского полуострова. Бот. ж., 63, 8.
Johnson A. W., J. G. Packer. 1968. Chromosome numbers in the flora of Ogotoruk Creek, N. W. Alaska. Bot. Notiser, 121, 1.
Löve A., D. Löve. 1975. Cytotaxonomical atlas of the Arctic flora.
Löve A., D. Löve, M. Raymond. 1957. Cytotaxonomy of *Carex* section *Capillares*. Canad. J. Bot., 35.
Mulligan G. A. 1965. Chromosome numbers of the family *Cruciferae*. II. Canad. J., Bot. 43, 6.

Packer J. G., G. D. McPherson. 1974. Chromosome numbers in some vascular plants from northern Alaska. Canad. J. Bot., 52, 5.
Sakai K. 1934. Studies on the chromosome numbers in alpine plants. I. Japan. Journ. Genet., 9.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 III 1979.

SUMMARY

Results of the studying of chromosome numbers in 214 species of vascular plants from Southern regions of Chukotka peninsula are reported. New chromosome numbers for 18 plant species are given. For the first time data on chromosome numbers in *Alopecurus stejnegeri* (2n=150), *Carex falcata* (2n=48), *Thlaspi kamtschaticum* (2n=14), *Dryas incisa* (2n=18), *Potentilla anadyrensis* (2n=14), *Astragalus pseudoadsurgens* (2n=32), *Artemisia laciniatiformis* (2n=36) are published. Cases of discovery of new chromosomal races in some taxa are discussed.

УДК 576.3 : 582.263

Т. В. Седова

СРАВНИТЕЛЬНО-ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ
III. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МИТОЗА У *CHLOROCOCCUM*

T. V. SEDOVA. COMPARATIVE CYTOLOGICAL INVESTIGATION OF UNICELLULAR GREEN ALGAE
III. SOME PECULIARITIES OF MITOSIS IN *CHLOROCOCCUM*

Мы продолжаем серию работ, посвященных изучению митоза у представителей пор. *Chlorococcales* — типичных эвкариотных организмов. Выявленные в его ходе специфические детали не влияют на конечный результат деления, однако дают более полное представление о разнообразных формах проявления классического типа митоза.

Представители пор. *Chlorococcales* характеризуются типичной коккоидной структурой клеточной организации. Он объединяет организмы, размножающиеся как аплано-, так и зооспорами, которые являются потенциальными гаметами. Ранее исследованные нами представители этого порядка, а именно *Oocystis* (Седова, 1969) и *Palmellococcus* (Седова, 1972), размножаются исключительно посредством апланоспор. В отличие от них *Chlorococcum* присуще размножение не только аплано-, но и зооспорами. Объектом нашего исследования стал штамм *Chlorococcum* № 557 коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, выделенный из почвенного образца, собранного на Чукотском п-ове. В ходе прижизненных наблюдений нами (Седова, 1967) была установлена суточная ритмичность многих стадий его жизненного цикла. Выход зооспор и апланоспор из материнских клеток приурочен к началу световой экспозиции. Подвижные клетки ланцетовидной формы можно встретить и в течение последующих 2—3 ч. В оставшееся до наступления темнового периода время (т. е. на протяжении следующих приблизительно 5 ч) неподвижные дочерние клетки лишь несколько увеличиваются в размере, а потерявшие подвижность зооспоры, кроме того, изменяют форму и постепенно становятся эллипсоидными.

В зависимости от возраста культуры в ней преобладает образование то одного, то другого типа репродуктивных клеток. В семидневных культурах, которые в дальнейшем использовались для приготовления цитологических препаратов, размножение осуществляется почти исключительно посредством зооспор, хотя в отдельных, очень немногочисленных случаях может происходить и апланоспорообразование. Последнее с возрастом культуры усиливается и в конце концов становится преобладающим. Из этого можно заключить, что в основе зооспорообразования лежит более тонкий механизм, моментально реагирующий на малейшие изменения в окружающей среде. Переход к образованию апланоспор наблюдается при подсыхании среды и наступлении других неблагоприятных условий, т. е. этот способ размножения оказывается более универсальным, чем размножение зооспорами.

Несмотря на широкое распространение в природе, интересный жизнен-

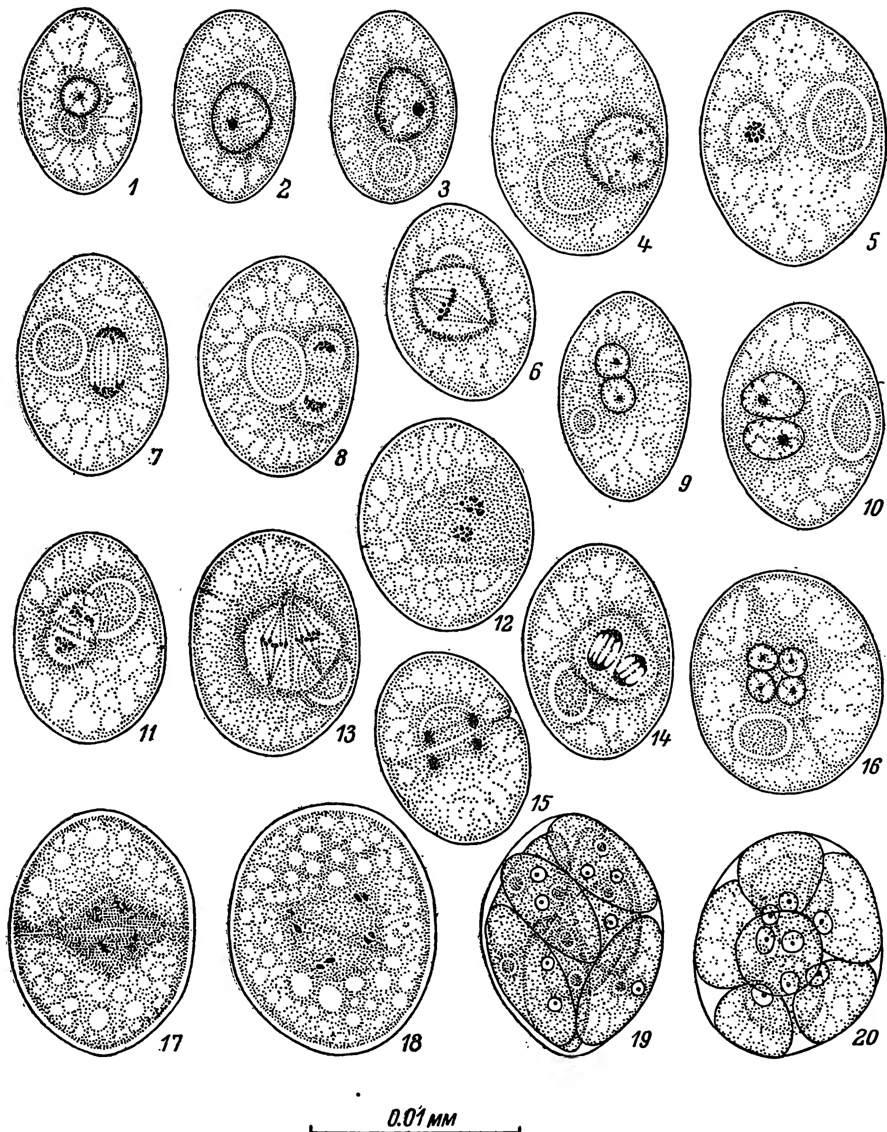
ный цикл, сравнительную легкость культивирования, *Chlorococcum* до сих пор цитологически остается изученным фрагментарно. Это, по-видимому, объясняется мелкими размерами клеток, а тем более внутриклеточных структур, в том числе и ядра. Первая попытка изучения ядра у хлорококка в фиксированном состоянии была предпринята Б. Бристоль (Bristol, 1919), а позднее — Г. Болдом (Bold, 1930). В ходе этих исследований были обнаружены наряду с одноядерными также и многоядерные вегетативные клетки, причем появление последних обычно предшествует делению протопласта. Хотя оба исследователя дают довольно подробное и сходное описание интерфазного ядра, но ни одному из них не удалось изучить последовательно весь митоз. Первые сведения о цитокинезе этой водоросли появились еще в прошлом веке (Nägeli, 1849; Rabenhorst, 1868; Famintzin, 1871, и др.), и сначала он был отнесен к одновременному типу. Позднее Артари (Artari, 1892) внес уточнение. Оказалось, что образованию зооспор предшествует последовательный тип клеточного деления, а апланоспоры появляются при одновременном типе. К подобному выводу пришла и Бристоль (Bristol, 1919). Болд (Bold, 1930) считает, что у хлорококка образование аплано- и зооспор сопровождается так называемым прогрессивным делением («progressive cleavage») протопласта, впервые обнаруженным у низших грибов (Harper, 1899), а Р. Старр (Starr, 1955) у одних видов *Chlorococcum* выявил последовательный тип клеточного деления, у других — прогрессивный.

Цель данной статьи — дать возможно полное описание последовательных стадий митоза у хлорококка. Подготовка материала к фиксации и его последующая обработка проводились в соответствии с методикой, которая была описана нами ранее (Седова, 1969). Обычно первая фиксация совпадала с наступлением темнового периода суток, а последующие проводились с интервалом 50—60 мин. Поскольку при исследовании использовалась несинхронизированная культура, то препараты содержат очень разнородный материал, в котором можно выделить как минимум 4—5 групп клеток, различающихся по форме и размеру.

На постоянных препаратах самых различных сроков фиксации наиболее многочисленными оказались окруженные тонкой оболочкой эллипсоидные клетки с интерфазными ядрами. Ядро занимает в них более или менее центральное положение или несколько смещается к периферии. Как правило, интерфазные ядра сферические, не превышают в диаметре 1 мкм, имеют четкий контур, свидетельствующий о наличии ядерной оболочки, которая как таковая остается неразличимой. Нуклеоплазма выглядит оптически пустой, так как, кроме интенсивно окрашенного, но очень мелкого ядрышка, никаких других структур обнаружить не удается (см. рисунок, *1*). В непосредственной близости от ядра располагается пиреноид со сравнительно интенсивно окрашивающимся ядерными красителями центральным телом, окруженным крахмальной обкладкой, имеющей вид светлого кольца. Других структур в вегетативных клетках хлорококка на постоянных препаратах обнаружить не удается.

Почти сразу после наступления темнового периода ядра приступают к делению, хотя клетки еще продолжают увеличиваться в размерах. Косвенным признаком, свидетельствующим о вступлении ядер в митоз, служит изменение их формы и увеличение размера, сопровождающееся увеличением размера ядрышек (*2*). Позднее в нуклеоплазме появляются нежная хроматиновая сеточка и небольшое количество глыбок хроматина, скапливающихся преимущественно по периферии ядра (*3*). По мере развития профазы ядро теряет правильную конфигурацию и в нем продолжает усиливаться процесс конденсации хроматина. В поздней профазе ядро обычно теряет четкие контуры, что, по-видимому, свидетельствует о разрушении ядерной оболочки. Одновременно с этим происходит растворение ядрышка (*4*). Обычно к концу профазы в основном заканчивается рост клеток и пиреноида.

К моменту метафазы (она встречается в препаратах крайне редко) хроматин достигает максимальной конденсации, что приводит к появлению



Стадии митотического ядерного деления *Chlorococcum*.

хромосом. Они лишены морфологической индивидуальности и имеют вид точек, количество которых равно приблизительно 10 (*5*). Их более точный подсчет затруднен из-за чрезвычайно мелких размеров и компактного расположения в пластинке, которая обычно лежит в относительно светлой по сравнению с окружающей цитоплазмой зоне с уплотненной периферической частью, что делает заметной ее границу.

В анафазе появляется типичная фигура веретена, причем его полюса оказываются расположенными на границе цитоплазмы и светлой зоны, в которой лежат начинающие деспирализацию хромосомы (*6*). Структуры, соответствующие центриолям, не обнаружены. В поздней анафазе, когда хромосомные наборы расходятся в противоположные стороны, граница светлой зоны становится крайне нечеткой (*7*).

Переход к телофазе сопровождается дальнейшей деспирализацией хромосом, вследствие чего они начинают слипаться друг с другом. В это время намечаются и контуры будущих дочерних ядер, но ядрышко в них различить еще не удается (*8*). Оно появляется несколько позднее (*9*).

Таким образом, в результате митоза образуются два ядра, которые располагаются более или менее в центре клетки.

Часто вслед за первым делением после непродолжительной (автосинтетической) интерфазы оба ядра одновременно вступают в следующий митоз. В целом в его ходе сестринские ядра претерпевают те же изменения, какие отмечались при предыдущем митозе, и идут строго синхронно. Начало профазы сопровождается значительным увеличением размера ядер, изменением их формы и усилением хроматизации. В этот период они располагаются друг против друга в зеркальном отражении, имеют четкие контуры и сравнительно крупное, интенсивно окрашенное ядрышко, а рост клеток почти полностью прекращается (*10*). В поздней профазе ядра теряют свои характерные очертания, что одновременно сопровождается постепенным исчезновением ядрышка и интенсивной спирализацией хромосом (*11*). В результате метакинеза они собираются в плоскости экваториальной пластинки в виде очень мелких точкообразных структур (*12*), точное число которых подсчитать невозможно даже после применения реакции Фёльгена, окрашивающей хромосомы в едва различимый, бледно-розовый цвет.

Различные стадии анафазы представлены на рисунке (*13—15*). Во всех просмотренных препаратах фигуры веретена оказались ориентированными строго определенным образом, а именно более или менее параллельно друг другу. Картин телофазы встретить не удалось. После этого митотического деления в клетке появляются 4 дочерних ядра (*16*), которые, как и после первого митоза, лежат в центре клетки, часто в одной плоскости, но имеют заметно более мелкие размеры, чем в одноядерных клетках. Эти ядра в свою очередь строго синхронно приступают к митозу, но его детали из-за мелких размеров ядра выявить уже не представляется возможным (*17*, *18*). После завершения митоза в клетке образуются 8 ядер. Позднее иногда появляются 16-, 32- и даже 64-ядерные клетки. Это указывает на то, что за третьим митозом может следовать четвертый, пятый и шестой. Ядра имеют тенденцию располагаться по периферии клетки, хотя встречаются и в центре ее.

Только после полного прекращения ядерного деления и перехода в продолжительную (гетеросинтетическую) интерфазу клетка приступает к цитокинезу. В некоторых случаях образование клеточной перегородки происходит по завершению первого митоза (*9*). Она особенно отчетливо выражена в области между ядрами и располагается в плоскости, перпендикулярной длинной оси веретена, первоначально в виде отчетливого уплотнения цитоплазмы. Цитокинез обычно заканчивается формированием двух более или менее одинаковых по размеру дочерних клеток, которые по форме и внешнему виду больше соответствуют апланоспорам. Лишь после довольно длительного периода роста в материнской клетке они покидают ее, и с этого момента новая клеточная генерация начинает свой самостоятельный жизненный цикл. Клетка может приступать к цитокинезу и после второго митоза. Тогда в ней образуются уже 4 дочерних клетки. Обычно заложение перегородки происходит в период анафазы. Она располагается между делящимися ядрами в плоскости, параллельной длинной оси их веретен (см. рисунок, *14*, *15*). К сожалению, последующие этапы этого процесса обнаружить не удалось. Можно лишь предполагать, что несколько позднее закладывается еще одна перегородка, перпендикулярная первой. В результате возникают 4 одноядерных дочерних клетки, по всей видимости, превращающиеся в апланоспоры. Однако в семидневной культуре у изученного нами штамма *Chlorococcum* в большинстве клеток цитокинез наступает только после достижения ими восьмиядерного состояния и сопровождается образованием 8 зооспор (*19*) или апланоспор (*20*).

Несмотря на все усилия, световой микроскоп не дает возможности проследить в деталях процесс заложения и формирования перегородок. С его помощью удается наблюдать только конечные этапы клеточного деления и на их основе воссоздать всю картину в целом. Лишь изредка

в препаратах встречаются клетки с неполностью сформированными перегородками, проходящими между ядрами. Очевидно, их заложение начинается во время митоза, преимущественно на последних его стадиях. В ряде случаев, по-видимому, сначала появляется только одна перегородка, которая делит материнскую клетку пополам, что приводит к образованию двух многоядерных сегментов, а потом уже в каждом из них закладываются свои перегородки, делящие содержимое сегментов надвое и т. д., причем эти события должны следовать очень быстро друг за другом, так как нам ни разу не встретились многоядерные сегменты. Именно такой тип клеточного деления Болд (Bold, 1930) назвал прогрессивным. Вряд ли картины, подобные той, которая изображена на рисунке (*15*), можно интерпретировать как цитокинез, приостанавливающийся до наступления анафазы следующего митоза, поскольку на всем его протяжении клеток подобного вида с наметившейся на одной ее стороне перетяжкой не обнаружено, хотя у *Palmellococcus* мы описали (Седова, 1972) именно такой ход цитокинеза. Наряду с этим в просмотренных нами препаратах встречаются многоядерные клетки, в которых никаких следов формирования перегородок выявить не удалось. Очевидно, они закладываются там одновременно и стремительно делят цитоплазму материнской клетки на число частей, соответствующих общему количеству дочерних ядер, образованных после завершения всей серии митозов. Кроме того, митозы иногда начинаются в дочерних клетках, еще удерживаемых вместе общей оболочкой. Эти картины можно толковать по-разному. С одной стороны, не исключено, что клетки хлорококка при каких-то пока неясных обстоятельствах способны делиться последовательно. В этом случае каждое ядерное деление должно заканчиваться образованием клеточной перегородки, т. е. эти события минимально разорваны во времени. С другой стороны, возможно, здесь мы имеем дело с уже полностью сформированными, зрелыми вегетативными клетками, выход которых из родительских клеток по каким-то причинам задержался. Хотя результаты проведенных наблюдений по цитокинезу весьма отрывочны и носят предварительный характер, тем не менее, они свидетельствуют о том, что в пределах одного и того же штамма *Chlorococcum* цитокинез идет неодинаково.

Очень своеобразно ведет себя во время клеточного деления пиреноид. На ранних стадиях первого митоза он даже несколько увеличивается в размере и остается отчетливым на всех последующих. Заметных изменений не происходит с ним и во время митоза в двухъядерных клетках. Лишь при митозе в четырехъядерных клетках (см. рисунок, *17*, *18*) пиреноид исчезает, во всяком случае он там больше не обнаруживается. Вновь эта структура появляется лишь в дочерних клетках, причем в зооспорах она становится видимой до их выхода из материнской клетки, а в апланоспорах — значительно позже, в период их преобразования в вегетативные клетки (см. рисунок, *19*, *20*).

Любопытно, что при цитокинезе после первого или второго митоза пиреноид не исчезает, а переходит в одну из образовавшихся дочерних клеток (по всей видимости, становящихся апланоспорами), постепенно уменьшается в размере и исчезает на очень короткое время в самом конце клеточного деления, а затем вскоре вновь появляется. Во всяком случае в молодых вегетативных клетках пиреноид всегда присутствует. По всей вероятности в дальнейшем появится возможность подтвердить преобразование таких дочерних клеток в апланоспоры. Пока в ходе митоза нам не удалось выявить каких-либо особенностей, которые можно было бы связать с последующей морфологической дифференциацией продуктов клеточного деления. Она обнаруживается очень поздно, на самых последних его этапах, и проявляется в виде различия формы, в меньшей степени количества, а также размеров клеток и ядер. К этому, очевидно, следует отнести и такой признак, как темпы формирования пиреноидов. Несомненно, существуют и другие, пока не вскрытые отличительные особенности как в организации клетки, так и в ее биохимическом составе. В настоящее время есть основания полагать, что образование апланоспор связано

с задержкой конечных этапов развития дочерних клеток. Такой вывод находится в соответствии с концепцией, впервые выдвинутой Н. Вилле (Wille, 1887), согласно которой апланоспоры являются гомологами зооспор, они проходят одинаковое развитие, но не становятся подвижными.

При просмотре препаратов было обращено внимание на то, что каждая клетка характеризуется своей частотой митозов и, по всей видимости, определяется спецификой протекающих в ней синтетических процессов.

Таким образом, для *Chlorococcum* характерен митоз классического типа. К его особенностям у этой одноклеточной зеленой водоросли следует отнести: 1) появление четко обозначенной светлой зоны, в которой располагается около 10 очень мелких хромосом и на границе которой лежат полюса веретена; 2) образование в результате серии непрерывно следующих друг за другом митозов двух-, четырех- и т. д. ядерных клеток; 3) строгую синхронность митозов в многоядерных клетках и параллельное по отношению друг к другу расположение фигур веретена; 4) наступление цитокинеза только по завершении всей серии митозов, приводящих к образованию либо апланоспор, либо зооспор, количество которых в материнской клетке определяется суммарным числом прошедших в ней митозов; 5) разные темпы формирования пиреноидов в дочерних клетках — признак, который рассматривается как одно из возможных проявлений процесса дифференциации продуктов деления, преобразующихся либо в аплано-, либо в зооспоры.

ЛИТЕРАТУРА

(Артари А.) Artari A. 1892. Untersuchungen über Entwicklung und Systematik einiger Protococcoideen. Bull. Soc. Imper. Naturalist. Moskou, 6.

Седова Т. В. 1967. Жизненный цикл *Chlorococcum* в условиях пассивной культуры. Бот. ж., 52, 9. — 1969. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. I. Некоторые особенности митоза у *Oocystis*. Бот. ж., 54, 12. — 1972. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. II. Некоторые особенности митоза у *Palmellococcus*. Бот. ж., 57, 1.

(Фаминцын А.) Famintzin A. 1871. Die anorganischen Salze als ausgezeichnetes Hilfsmittel zum Studium der Entwickelung niederer chlorophyllhaltiger Organismen. Bull. Acad. St. Petersb., 17.

Bold H. 1930. Life history and cell structure of *Chlorococcum infusionum*. Bull. Torrey Bot. Club, 57, 1.

Bristol B. 1919. On a Malay form of *Chlorococcum humicola* (Näg.) Rabenh. J. Linn. Soc. Bot., 44, 299.

Harper R. 1899. Cell division in sporangia and asci. Ann. Bot., 13, 52.

Nägeli C. 1849. Gattungen einzelliger Algen. Zürich.

Rabenhorst L. 1868. Flora Europaea Algarum, 3.

Starr R. 1955. A comparative study of *Chlorococcum* Meneghini and other sphaerical, zoospore-producting genera of the *Chlorococcales*. Ind. Univ. Publ., sci. ser., 20.

Wille N. 1887. Ueber Akineten und Aplanosporen. Jahrb. Wiss. Bot., 18.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 IV 1979.

SUMMARY

Nuclear cytology of *Clorococcum* (st. 557-1, Culture Collection of *Algae*, Komarov Bot. Inst. Acad. Sci. USSR) is described. The mitosis follows the normal pattern. A clear zone appears at metaphase. Approximately 10 very small dot-like chromosomes arrange themselves as a compact plate in this zone. After the interphase the second nuclear division begins without any cleavage of the cytoplasm. Further divisions are always strictly synchronous in all the nuclei. During anaphase the long axes of spindles lie parallel to each other. Cytokinesis is initiated only after all nuclear divisions have been completed. The originally uninuclear cells become multinuclear. Cytoplasmic cleavage commences at the time of the final series of mitoses which precede the occurrence of aplanospores and zoospores.

УДК 582.29+582.34 : (253)+(252.51) (282.251)

О. М. Афонина, Л. И. Бредкина, И. И. Макарова

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ И МХОВ В ЛЕСОСТЕПНЫХ ЛАНДШАФТАХ В СРЕДНЕМ ТЕЧЕНИИ Р. ИНДИГИРКИ

O. M. AFONINA, L. I. BREDKINA, I. I. MAKAROVA. DISTRIBUTION OF LICHENS AND MOSSES IN FOREST-STEPPE LANDSCAPES IN THE MIDDLE REACHES OF INDIGIRKA RIVER

При комплексных исследованиях растительного покрова в среднем течении р. Индигирки были выявлены видовой состав лишайников и мхов лесостепного ландшафта и их эколого-ценотическая роль. Приводятся 96 видов лишайников и 38 видов мхов. Установлено, что в степных сообществах лишайникам принадлежит существенная роль, а в некоторых случаях они занимают ведущее положение. Роль мхов в степных сообществах значительно меньше, отмечается их бедный видовой состав. Рассматриваемые эколого-ценотические группы лишайников и мхов выделены на основе их приуроченности к субстрату и к растительным сообществам.

Экстразональная степная растительность Якутии, занимающая значительные площади в долинах крупных рек, давно привлекала внимание ботаников. Ей посвятили свои работы многие исследователи: Р. И. Аболин (1929), В. А. Шелудякова (1938, 1957), М. И. Яровой (1939), М. Н. Караваев (1945, 1958, 1968), М. Н. Караваев и Л. А. Добрецова (1964), М. Н. Караваев и С. З. Скрябин (1971), С. З. Скрябин (1968, 1973), Б. А. Юрцев (1962, 1964), Б. А. Юрцев и др. (1975).

Существование степной растительности в Якутии — следствие крайне высокой степени континентальности климата, в частности очень низкого количества осадков (до 200 мм в год и менее), сухости воздуха, обилия солнечных жарких дней летом, что приводит к иссушению почвы, особенно значительному на крутых южных склонах. Степная растительность на высоких речных террасах в большинстве районов Якутии приурочена к окрестностям поселков и считается вторичной, образующейся вследствие пожара и выпаса. Исключением является, по-видимому, лишь изученный нами район в среднем течении р. Индигирки (устье р. Иньяли—с. Тюбелях), где местами степная растительность занимает доминирующее положение на днищах межгорных долин и образует почти непрерывный пояс не только на южных, но также на западных и восточных склонах гор и высоких террас. Лиственничные леса господствуют на северных склонах, на склонах других экспозиций они приурочены к различного рода депрессиям мезо- и микрорельефа. По южным склонам степная растительность поднимается вплоть до гольцового пояса. В нижнем лесостепном поясе позиции гипоарктических кустарничков ослаблены; травяной покров лиственничников имеет лугостепной характер. На днищах сухих оврагов, напоминающих степные балки, и по берегам усыхающих озер можно встретить своеобразные солончаковые группировки с содово-сульфатным засолением почвы (Юрцев, 1979).

В настоящее время равнинные степи в данном районе расширяются за счет пожаров, о чем свидетельствуют сохранившиеся обгорелые пни

лиственниц на периферии степных массивов, при этом возобновление лиственницы нередко отсутствует даже на опушках.

Некоторые авторы высказывают предположение, что более широкое расселение степных растений в Якутии происходило в «ксеротермический период» голоцена; однако есть серьезные основания считать, что одним из основных периодов более широкого распространения степных сообществ в Якутии были криоаридные интервалы позднего плейстоцена, эпохи «тундростепных» ландшафтов (Юрцев и др., 1975). В пользу этого свидетельствует, в частности, произрастание на горностепных участках в среднем течении р. Индигирки *Chamaerhodos grandiflora*, *Stellaria cherleriae*, *Arenaria meyeri* и др., местные популяции которых отделены от алтайских и хангайских дизъюнкцией в несколько тысяч километров.[1]

Летом 1976 г. Индигирско-Чукотским отрядом Полярной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР были проведены комплексные исследования растительности лесостепного ландшафта в среднем течении р. Индигирки. В составе отряда были флористы-геоботаники, почвовед, лихенолог, бриолог, мерзлотовед и систематик-зоолог. С 13 по 24 VI отряд работал на степном урочище Эбе (вблизи устья р. Иньяли — левого притока р. Индигирки), а с 25 VI по 8 VII исследования продолжались на Ыстан-Юряхском степном массиве (долина р. Ыстан-Юрях — правобережье р. Индигирки в 20 км вниз по течению от устья р. Иньяли).

В настоящей статье содержатся сведения о лишайниках и мхах по результатам комплексного исследования степной растительности в среднем течении р. Индигирки. Сбор лишайников и мхов проводился И. И. Макаровой и О. М. Афониной к геоботаническим описаниям, сделанным в основном Б. А. Юрцевым. Лишайники определены Л. И. Бредкиной и И. И. Макаровой, а род *Stereocaulon* — А. В. Домбровской, мхи — О. М. Афониной. Результаты обработки сведены в таблицу, показывающую распределение лишайников и мхов по растительным сообществам. Все виды лишайников и мхов в соответствии с их приуроченностью к субстрату и связью с определенными типами растительности объединены нами в эколого-ценотические группы (см. таблицу).

Из таблицы видна приуроченность лишайников и мхов к основным типам растительности. Выделяются лишайники и мхи степных сообществ; лишайники и мхи, встречающиеся в степях и в лиственничных лесах; лишайники и мхи лиственничников. В пределах таких крупных подразделений нами выделены экологические группы по типам субстрата: на почве, растительных остатках и мхах, на щебнисто-каменистом субстрате и т. д.

Таким образом, лишайники и мхи в исследуемом районе разбиты на 11 экологических групп: 1) лишайники и мхи, растущие на почве в степях; 2) лишайники, растущие на мхах и растительных остатках в степях; 3) лишайники и мхи, растущие на каменисто-щебнистом субстрате в степях; 4) лишайники и мхи, растущие на почве в степях и лиственничниках; 5) лишайники, растущие на мхах и растительных остатках в степях и лиственничниках; 6) лишайники и мхи, растущие на почве в лиственничниках; 7) лишайники, растущие на мхах и растительных остатках в лиственничниках; 8) мхи, растущие на каменисто-щебнистом субстрате в лиственничниках; 9) лишайники и мхи, растущие на стволах и веточках деревьев и кустарников в лиственничниках; 10) лишайники, растущие на гнилой древесине; 11) мхи-убиквисты, растущие повсеместно.

1. Лишайники и мхи, растущие на почве в степях. К этой группе относятся 23 вида лишайников из 41, отмеченных только для степей. Они занимают открытые пространства почвы или поселяются среди мхов (*Phaeophyscia constipata*, *Leptogium pusillum*). Большинство напочвенных лишайников имеют корковую форму роста (14). Среди них преобладают виды с чешуйчатым слоевищем (9): это виды родов *Dermatocarpon*, *Endocarpon*, *Psora* и др. Лишайников с кустистой и листоватой формами слое-

---

[1] При составлении характеристики лесостепного ландшафта авторы пользовались консультацией Б. А. Юрцева.

Распределение лишайников и мхов в сообществах лесостепного ландшафта в среднем течении р. Индигирки

Вид	Формация																		Экологические группы
	Келериевые степи		Житняковые степи	Твердовато-осочковые степи	Твердовато-осочковые лугостепи		Овсецовые степи		Осочково-овсецовые лугостепи	Осочково-мятликовые лугостепи		Криофитные степи	Петрофитные степи	Остепненные луга	Остепненные опушки лиственничников		Остепненные лиственничники		
	Ассоциация																		
	куртинно-эпигейно-лишайниковая келериевая степь	куртинная горная житняково-келериевая степь	куртинно-дерновинная горная житняковая степь	твердоватоосочковая настоящая лишайниковая степь	твердоватоосочковая лугостепь с мезофильными видами	солонцеватая твердовато-осочковая лугостепь с галофитами	эпигейно-лишайниковая овсецовая степь	лишайниково-моховая овсецовая степь	лишайниково-моховая осочково-овсецовая лугостепь	лишайниковая осочково-мятликовая лугостепь	разнотравно-моховая осочково-мятликовая лугостепь	типчаковая криофитная степь	петрофитная степь	галофитные остепненные луга	солнечные опушки	теневые опушки	сухие бруснично-ритидиевые лиственничники	травяно-моховые лиственничники	
Acarospora schleicheri (Ach.) Massal.	+			+							+								Лишайники и мхи, растущие на почве в степях
Aspicilia aspera (Mereschk.) Tomin	+												+						
Caloplaca tominii Savicz			+									+							
Cladonia cariosa (Ach.) Spreng.										+									
Collema coccophorum Tuck.			+									+							
C. tenax (Sw.) Ach.	+						+		+										
C. tunaeforme (Ach.) Ach.	+								+										
Dermatocarpon hepaticum (Ach.) Th. Fr.	+		+					+		+									
D. desertorum Tomin	+																		
Diploschistes steppicus Reichert	+																		
Endocarpon pusillum Hedw.	+								+				+						
E. subfoliaceum Tomin			+																
Lecanora hagenii Ach. f. *terricola* Arnold	+																		

L. muralis Rabenh. f. *argillicola* Mallbr.													+						
Leptogium pusillum Nyl.				+															
Phaeophyscia constipata (Norrl. et Nyl.) Moberg	+																		
Psora asiaecentralis (Magn.) Golubk.	+							+	+	+									
P. decipiens (Ehrh.) Hoffm.	+																		
P. globifera Massal.	+			+				+	+										
Rinodina nimbosa (Fr.) Th. Fr. var. *sphaerocarpa* Zahlbr.	+		+				+	+	+	+			+						
R. terrestris Tomin			+						+				+						
Stereocaulon incrustatum Hoffm.	+		+					+					+						
Spilonema revertens Nyl.	+								+				+						
Desmatodon leucostomus (R. Brown) Berggr.					+	+								+					
Phascum cuspidatum Hedw. var. *piliferum* (Hedw.) Hook. et Tayl.	+	+	+	+		+			+	+	+								
Pterygoneurum kozlovii Lazar.	+	+								+			+						
P. subsessile (Brid.) Jur.	+	+	+							+			+						
Bacidia muscorum (Sw.) Mudd				+															Лишайники, растущие на мхах и растительных остатках в степях
Buellia punctata (Hoffm.) Massal.									+				+						
Caloplaca jungermanniae (Vahl) Th. Fr.																			
C. saxifragarum Poelt	+							+	+	+									
C. sinapisperma (Lam.) Mah. et Gill.										+									
Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr.	+			+				+	+	+			+						
Lecanora frustulosa (Dicks.) Ach. f. *muscicola* Tomin									+				+						
Lecidea assimilata Nyl.	+			+															

Продолжение

Вид	Формация: Келериевые степи		Житняковые степи	Твердовато-осочковые степи	Твердовато-осочковые лугостепи		Овсецовые степи		Осочково-овсецовые лугостепи	Осочково-мятликовые лугостепи		Криофитные степи	Петрофитные степи	Остепненные луга	Остепненные опушки лиственничников		Остепненные лиственничники		Экологические группы
Ассоциация	куртинно-эпигейно-лишайниковая келериевая степь	куртинная горная житняково-келериевая степь	куртинно-дерновинная горная житняковая степь	твердоватоосочковая настоящая лишайниковая степь	твердоватоосочковая лугостепь с мезофильными видами	солонцеватая твердовато-осочковая лугостепь с галофитами	эпигейно-лишайниковая овсецовая степь	лишайниково-моховая овсецовая степь	лишайниково-моховая осочково-овсецовая луго-степь	лишайниковая осочково-мятликовая лугостепь	разнотравно-моховая осочково-мятликовая луго-степь	типчаковая криофитная степь	петрофитная степь	галофитные остепненные луга	солнечные опушки	теневые опушки	сухие бруснично-ритидиевые лиственничники	травяно-моховые лиственничники	
Aspicilia alphoplaca Ach.	+																		Лишайники и мхи, растущие на щебнисто-каменистом субстрате в степях
A. cinerea (L.) Koerb.										+									
A. desertorum (Krempelh.) Mereschk.	+												+						
A. laevata (Ach.) Arnold										+									
Caloplaca fraudans (Th. Fr.) Oliv.	+																		
Lecanora rubina (L.) Zahlbr.	+																		
Parmelia borisorum Oxn.	+								+				+						
P. taractica Krempelh.	+																		
P. tinctina Mah. et Gill.	+												+						
Physcia caesia (Hoffm.) Hampe										+									
Barbula icmadophila Schimp.			+	+	+	+							+						
Bryoerythrophyllum recurvirostre (Hedw.) Chen									+	+									
Encalypta vulgaris Hedw.								+	+	+									

Schistidium apocarpum (Hedw.) B. S. G.			+								+								
Cetraria nivalis (L.) Ach.	+						+				+				+	+	+		Лишайники и мхи, растущие на почве в степях и лиственничниках
Cladonia pocillum (Ach.) Rich.	+						+		+	+					+				
C. pyxidata (L.) Hoffm.										+					+	+	+		
Cladina rangiferina (L.) Harm.													+					+	
Cornicularia steppae Savicz	+		+				+			+					+				
Diploschistes bryophilus (Ehrh.) Zahlbr.	+			+			+		+	+					+			+	
Lepraria aeruginosa Sw.								+										+	
Parmelia vagans Nyl.	+		+	+			+	+	+	+			+		+	+			
Peltigera canina (L.) Willd.							+	+		+					+	+	+	+	
P. erumpens (Th. Fr.) Vain.							+		+	+					+	+		+	
P. lepidophora (Nyl.) Vain.	+			+			+	+		+			+		+				
P. rufescens (Weis.) Humb.	+			+			+		+	+			+		+			+	
Drepanocladus sendtneri (Schimp.) Warnst.					+										+				
Encalypta rhabdocarpa Schwaegr.								+									+		
Polytrichum juniperinum Hedw.									+						+	+	+	+	
P. piliferum Hedw.													+				+		
Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb.			+					+	+	+	+		+		+	+	+	+	
Thuidium abietinum (Schwaegr.) B. S. G.								+		+	+				+		+	+	
Tortula ruralis (Hedw.) Crome	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		+		+		
Buellia geophila (Sommerf.) Lynge									+						+		+	+	Лишайники, растущие на мхах и растительных остатках в степях и лиственничниках
Caloplaca stillicidiorum (Vahl) Lynge	+								+	+			+			+			
Candelariella vitellina (Ehrh.) Müll. Arg.	+								+									+	
Lecanora epibryon (Ach.) Ach.				+						+					+	+			
Ochrolechia upsaliensis (L.) Massal.	+						+		+	+			+		+				

Вид	Формация																		Экологические группы
	Келериевые степи		Житняковые степи	Твердовато-осочковые степи	Твердовато-осочковые лугостепи		Овсецовые степи		Осочково-овсецовые лугостепи	Осочково-мятликовые лугостепи		Криофитные степи	Петрофитные степи	Остепненные луга	Остепненные опушки лиственничников		Остепненные лиственничники		
	Ассоциация																		
	куртинно-эпигейно-лишайниковая келериевая степь	куртинная горная житняково-келериевая степь	куртинно-дерновинная горная житняковая степь	твердоватоосочковая настоящая лишайниковая степь	твердоватоосочковая лугостепь с мезофильными видами	солонцеватая твердовато-осочковая лугостепь с галофитами	эпигейно-лишайниковая овсецовая степь	лишайниково-моховая овсецовая степь	лишайниково-моховая осочково-овсецовая лугостепь	лишайниковая осочково-мятликовая лугостепь	разнотравно-моховая осочково-мятликовая лугостепь	типчаковая криофитная степь	петрофитная степь	галофитные остепненные луга	солнечные опушки	теневые опушки	сухие бруснично-ритидиевые лиственничники	травяно-моховые лиственничники	
Physconia muscigena (Ach.) Poelt	+		+	+			+	+	+	+			+		+				
Asahinea chrysantha (Tuck.) W. Culb. et C. Culb.																	+		Лишайники и мхи, растущие на почве в лиственничниках
Cetraria cucullata (Bellardi) Ach.																+	+		
C. laevigata Rassad.																	+		
Cladina arbuscula (Wallr.) Hale et Culb. ssp. *beringiana* (Ahti) Bird																	+	+	
C. stellaris (Opiz) Brodo																		+	
Cladonia amaurocraea (Flk.) Schaer.																	+	+	
C. chlorophaea (Flk.) Spreng.																+			
C. coniocraea (Flk.) Spreng.																+	+		
C. cornuta (L.) Hoffm.																		+	
C. fimbriata (L.) Fr.																+		+	

Dactylina arctica (Hook.) Nyl.																	+		
Leptogium tenuissimum (Dicks.) Fr.																+			
Peltigera leucophlebia (Nyl.) Gyeln. em. Dombr.																	+		
P. malacea (Ach.) Funck															+	+	+	+	
P. aphthosa (L.) Willd.															+			+	
Stereocaulon tomentosum Fr.																	+		
Aulacomnium turgidum (Wahlenb.) Schwaegr.																+		+	
Campylium polygamum (B. S. G.) Lange et C. Jens.																		+	
Dicranum congestum Brid.																+		+	
D. elongatum Schleich.																	+		
D. spadiceum Zett.															+				
Drepanocladus uncinatus (Hedw.) Warnst.																		+	
Hypnum subimponens Lesq.																+	+	+	
Mnium rugicum Laur.															+				
Tetraplodon mnioides (Hedw.) Br. et Sch.																		+	
Lecidea glomerulosa Steud.															+			+	Лишайники, растущие на мхах и растительных остатках в лиственничниках
Rinodina turfacea (Ach.) Koerb.															+		+		
Cirriphyllum cirrosum (Schwaegr.) Grout																	+		Мхи, растущие на каменисто-щебнистом субстрате в лиственничниках
Distichium capillaceum (Hedw.) B. S. G.																		+	
Eurhynchium pulchellum (Hedw.) Jennings																		+	
Myurella julacea (Schwaegr.) B. S. G.															+			+	

Продолжение

Вид	Формация: Келериевые степи		Житняковые степи	Твердовато-осочковые степи	Твердовато-осочковые лугостепи		Овсецовые степи		Осочково-овсецовые лугостепи	Осочково-мятликовые лугостепи		Криофитные степи	Петрофитные степи	Остепненные луга	Остепненные опушки лиственничников		Остепненные лиственничники		Экологические группы
Ассоциация	куртинно-эпигейно-лишайниковая келериевая степь	куртинная горная житняково-келериевая степь	куртинно-дерновинная горная житняковая степь	твердоватоосочковая настоящая лишайниковая степь	твердоватоосочковая лугостепь с мезофильными видами	солонцеватая твердовато-осочковая лугостепь с галофитами	эпигейно-лишайниковая овсецовая степь	лишайниково-моховая овсецовая степь	лишайниково-моховая осочково-овсецовая луго-степь	лишайниковая осочково-мятликовая лугостепь	разнотравно-моховая осочково-мятликовая луго-степь	типчаковая криофитная степь	петрофитная степь	галофитные остепненные луга	солнечные опушки	теневые опушки	сухие бруснично-ритидиевые лиственничники	травяно-моховые лиственничники	
Tortella fragilis (Hook. et Wils.) Limpr.															+				Лишайники и мхи, растущие на стволах и веточках деревьев и кустарников в лиственничниках
Tortula mucronifolia Schwaegr.																		+	
Bryoria furcellata (Fr.) Brodo et D. Hawksw.																	+	+	
Cetraria pinastri (Scop.) S. Gray																	+	+	
Evernia esorediosa DR.															+				
E. mesomorpha Nyl.																		+	
Hypogymnia bitteri (Lynge) Ahti																+	+		
H. physodes (L.) Nyl.															+	+	+	+	
Lecidea sapinea (Fr.) Zahlbr.																		+	

L. symmicta Ach.															+		+	+	
Parmelia elegantula (Zahlbr.) Räs.																		+	
P. olivacea (L.) Ach.															+				
P. sulcata Tayl.															+	+	+	+	
Parmeliopsis ambigua (Wulf.) Nyl.																	+		
Physcia aipolia (Ehrh.) Hampe															+				
Rinodina archaea (Ach.) Arnold et Malme															+		+		
Xanthoria fallax (Kepp.) Arnold															+				
Amblystegium juratzkanum Schimp.																		+	
Orthotrichum speciosum Husn.															+			+	
Pylaisia polyantha (Hedw.) B. S. G.									+						+			+	
Buellia insignis Th. Fr.																	+		Лишайники, растущие на гнилой древесине и обгоревших пнях
Calicium abietinum Pers.																+			
Cladonia cenotea (Ach.) Schaer.																	+	+	
Psora scalaris (Ach.) Hook.																		+	
Bryum argenteum Hedw.	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+		+		+	+	Мхи-убиквисты
B. caespiticium Hedw.	+	+		+	+	+			+	+			+						
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	+	
Funaria hygrometrica Hedw.					+													+	
Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wils.	+			+	+	+							+	+				+	

вища немного (9). Кустистые лишайники — *Cladonia cariosa*, *Spilonema revertens*, *Stereocaulon incrustatum* — не превышают 1.5 см в высоту. К листоватым лишайникам относятся виды рода *Collema*, *Leptogium pusillum* и *Phaeophyscia constipata*.

У мхов эта группа объединяет виды сухих открытых местообитаний: *Desmatodon leucostomus*, *Phascum cuspidatum* var. *piliferum*, *Pterygoneurum kozlovii*, *P. subsessile*. Три последних вида можно отнести к степному элементу. Так, *Pterygoneurum subsessile* приводится для лесостепного пояса Алтае-Саянской области (Бардунов, 1974), для степей Монголии (Абрамова, Цэгмэд, 1975); *Phascum cuspidatum* var. *piliferum* отмечен в степях Молдавии (Симонов, 1972) и Саратовской обл. (Черепанова, 1971). Неожиданностью была находка *Pterygoneurum kozlovii* в Якутии; до этого вид был известен только с Украины и из Саратовской обл. Но в целом экологическая амплитуда этих видов не ограничивается степными экотопами, они встречаются и в горах, например на Кавказе, в сухих открытых местообитаниях.

В исследуемом районе названные виды мхов являются характерными и постоянными видами степных сообществ, если они не нарушены пожарами — в последнем случае эти виды замещаются *Ceratodon purpureus*, *Bryum argenteum*, *Funaria hygrometrica*.

2. Лишайники, растущие на мхах и растительных остатках в степях. Для представителей этой группы характерна корковая форма роста. Почти во всех степных сообществах встречаются виды *Candelariella aurella*, *Caloplaca saxifragarum*, реже — *C. jungermanniae*, *C. sinapisperma*, *Bacidia muscorum*, *Lecidea assimilata*, *Buellia punctata*. *Lecanora frustulosa* f. *muscicola* приурочена к петрофитным степям и осочково-овсецовым лугостепям.

3. Лишайники и мхи, растущие на щебнисто-каменистом субстрате в степях. Преобладают среди лишайников виды с корковой формой роста: виды рода *Aspicilia*, *Lecanora rubina*, *Caloplaca fraudans*. Листоватых лишайников немного: *Parmelia borisorum*, *P. taractica*, *P. tinctina*, *Physcia caesia*. В растительном покрове степей роль лишайников этой группы незначительна.

Мхи представлены небольшой группой, включающей арктоальпийские и горные циркумполярные виды: *Barbula icmadophila*, *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, *Encalypta vulgaris*, приуроченные к тем вариантам степных сообществ, где имеется открытый щебнистый или каменистый субстрат (житняковые степи, лишайниково-моховые овсецовые лугостепи). В криофитных и петрофитных степях были собраны мхи родов *Grimmia* и *Barbula*, установить видовую принадлежность которых пока не удалось.

4. Лишайники и мхи, растущие на почве в степях и лиственничниках. Эта группа включает 12 видов лишайников. В нее входят лишайники с кустистой, листоватой и корковой формами роста. Среди листоватых лишайников — *Parmelia vagans* (свободно живущий), виды рода *Peltigera*, причем *Parmelia vagans* более обильна в степных сообществах, а *Peltigera canina*, *P. erumpens* и кустистые лишайники — *Cetraria nivalis*, *Cladonia pyxidata* — в лиственничниках. Лишайников с корковой формой роста два — *Diploschistes bryophilus* и *Lepraria aeruginosa*.

Из мхов сюда относятся 7 широко распространенных видов. *Encalypta rhabdocarpa*, *Polytrichum juniperinum* и *P. piliferum* в степях встречаются редко, а в лиственничниках связаны в основном с сухим щебнистым субстратом. *Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum*, *Tortula ruralis*, *Drepanocladus sendtneri* обычно в степных сообществах находятся в угнетенном состоянии, а в переходных сообществах и лиственничниках могут образовывать пышные подушки. *Rhytidium rugosum* в лиственничниках иногда создает сплошной чистый покров.

5. Лишайники, растущие на мхах и растительных остатках в степях и лиственничниках. Для лишайников этой группы характерна корковая форма роста. Наиболее широко распространенными видами являются *Caloplaca stillicidiorum* и листоватый лишайник *Physconia muscigena*.

Реже встречаются *Buellia geophila*, *Candelariella vitellina*, *Lecanora epibryon*, *Ochrolechia upsaliensis*.

6. Лишайники и мхи, растущие на почве в лиственничниках. Ведущая роль в сложении напочвенного покрова лиственничников принадлежит лишайникам с листоватой формой роста из рода *Peltigera*, хотя видовое разнообразие их невелико. Среди них особенно выделяются 3 вида: *Peltigera aphthosa*, *P. leucophlebia*, *P. malacea*. Другие листоватые виды редки (*Asahinea chrysantha*) или незначительны по размерам (*Leptogium tenuissimum*). Кустистые лишайники представлены видами родов *Cladonia*, *Dactylina*, *Stereocaulon*. И хотя по видовому разнообразию их больше, в напочвенном покрове они встречаются в виде разбросанных маленьких кустиков, а некоторые (*Cladonia chlorophaea*, *C. cornuta*, *C. fimbriata*) приурочены к основаниям стволов лиственниц.

Мхи предпочитают более влажные и затененные местообитания — балки, распадки, различные понижения рельефа. Группа, довольно разнородная по составу, объединяет циркумполярные арктоальпийские виды: *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum*, *D. spadiceum*; гипоарктические: *Dicranum congestum*, *Campylium polygamum*, *Tetraplodon mnioides*; бореальные: *Drepanocladus uncinatus*, *Mnium rugicum*, *Hypnum subimponens*.

7. Лишайники, растущие на мхах и растительных остатках в лиственничниках. Эта группа представлена лишь двумя видами — *Lecidea glomerulosa* и *Rinodina turfacea*.

8. Мхи, приуроченные к каменисто-щебнистому субстрату в лиственничниках. Группа включает 6 видов: *Cirriphyllum cirrosum*, *Distichium capillaceum*, *Eurhynchium pulchellum*, *Myurella julacea*, *Tortella fragilis*, *Tortula mucronifolia*. Для степных сообществ эти виды не отмечены; вероятно, они избегают слишком освещенных местообитаний.

9. Лишайники и мхи, растущие на стволах и веточках деревьев и кустарников в лиственничниках. Преобладают лишайники с листоватой и кустистой формами роста. Они развиваются на коре стволов лиственниц, у их оснований, на веточках. Представляют эту группу виды родов *Cetraria*, *Parmelia*, *Hypogymnia*, *Evernia* и др. Наиболее часто встречаются *Cetraria pinastri*, *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata* и др. Лишайников с корковой формой роста 3: *Lecidea sapinea*, *L. symmicta*, *Rinodina archaea*.

На стволиках кустарниковых ив и берез поселяются некоторые неморальные мхи: *Amblystegium juratzkanum*, *Orthotrichum speciosum*, *Pylaisia polyantha*, и часто как эпифит встречается широко распространенный вид *Drepanocladus uncinatus*.

10. Лишайники, растущие на гнилой древесине и обгоревших пнях. К ним относятся кустистый лишайник *Cladonia cenotea* и корковые *Buellia insignis*, *Calicium abietinum*, *Psora scalaris*.

11. Мхи-убиквисты. Ведут себя весьма активно и особенно обильно развиваются после пожаров и других нарушений растительного покрова. Сюда относятся *Bryum argenteum*, *B. caespiticium*, *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Leptobryum pyriforme*. Следует отметить, что *Bryum caespiticium* часто встречается и в ненарушенных степных сообществах наряду с видами первой экологической группы.

При составлении таблицы нами была использована предложенная Б. А. Юрцевым предварительная схема классификации растительности данного лесостепного ландшафта. Выделяются следующие типы растительности: степи, луга и остепненные леса. Каждый тип внутри подразделяется на подтипы, формации и ассоциации. Мы даем краткую характеристику распределения лишайников и мхов, главным образом по формациям (в таблице показано участие видов в ассоциациях).

Келериевые степи. Основным эдификатором этой формации является злак *Koeleria cristata*. На плоских надпойменных террасах и прилегающих пологих склонах он образует куртинные эпигейно-лишайниковые сообщества, где лишайники занимают просветы между куртинами; на более крутых каменистых склонах южной экспозиции *Koeleria cristata* чередуется с *Agropyron cristatum*, образуя куртинные житняково-келерие-

вые степи без лишайников или с незначительным их участием и с обилием оголенных участков.

По видовому разнообразию лишайников келериевые степи занимают ведущее место среди степных сообществ изучаемого района. Особенно велика роль степных видов *Parmelia vagans* и *Cornicularia steppae*. Обычны голарктические лишайники — *Diploschistes bryophilus*, *Rinodina nimbosa* var. *sphaerocarpa*, *Candelariella aurella*. Довольно часто встречаются *Psora globifera*, мультизональные — *Cladonia pocillum*, *Dermatocarpon hepaticum*, *Endocarpon pusillum*, аркто-бореальный — *Physconia muscigena*, гипоарктомонтанный — *Caloplaca stillicidiorum*. Редкими для келериевых степей являются *Acarospora schleicheri*, *Psora decipiens*, *Phaeophyscia constipata*, *Spilonema revertens*, *Lecanora hagenii* f. *terricola* и др. Слизистые лишайники представлены двумя видами — *Collema tenax* и *C. tunaeforme*. На растительных остатках обычны *Caloplaca saxifragarum* и др. Впервые для степных сообществ Якутии приводятся пустынно-степные виды *Aspicilia aspera*, *Dermatocarpon desertorum* и степной *Diploschistes steppicus*. Участие эпилитных лишайников в этих степях незначительно.

Мхи в келериевых степях играют менее важную роль. Небольшие седоватые пятна размером 2—5 см образуют *Phascum cuspidatum* var. *piliferum*, *Pterygoneurum subsessile*, *P. kozlovii*, *Bryum caespiticium*. *Tortula ruralis* встречается в угнетенном состоянии небольшими дернинками. На нарушенных участках довольно обильно разрастаются *Ceratodon purpureus*, *Bryum argenteum*. Отдельные дернинки этих мхов сохраняют следы пожара.

Житняковые степи. Самые выпуклые участки крутых эродированных горных склонов заселены злаком *Agropyron cristatum*. Мохово-лишайниковый покров житняковых степей развит слабо. Преобладают те же виды лишайников, что и в келериевых степях: *Dermatocarpon hepaticum*, *Rinodina nimbosa* var. *sphaerocarpa*, *Physconia muscigena*, *Parmelia vagans*, *Cornicularia steppae*. В незначительном количестве найдены *Endocarpon subfoliaceum*, *Rinodina terrestris*, *Caloplaca tominii*, *Collema coccophorum* — новые для изучаемого района виды. Мхи небольшими пятнами растут на свободных открытых участках почвы, это — *Phascum cuspidatum* var. *piliferum*, *Pterygoneurum subsessile*, *P. kozlovii*, *Tortula ruralis*, *Rhytidium rugosum*, а на камнях и щебнистом субстрате поселяются *Barbula icmadophila* и *Schistidium apocarpum*.

Твердоватоосочковые степи и лугостепи. Приурочены к плоским участкам надпойменных террас, днищам спущенных озер с засоленными почвами, а также занимают пологие шлейфы склонов южной экспозиции. Часто возникновение их связано с выпасом скота. Помимо формаций твердоватоосочковой настоящей степи с основным доминантом *Carex duriuscula*, относящейся к микротермному подтипу степей, нередко можно встретить твердоватоосочковые лугостепи с мезофильными видами и твердоватоосочковые солонцеватые лугостепи с факультативными галофитами (*Puccinellia hauptinia*, *Chenopodium prostratum*, *Hordeum jubatum*). Эти сообщества относятся к другому подтипу степей и к другой формации. Мохово-лишайниковый ярус в твердоватоосочковых степях и лугостепях развит довольно слабо, что, вероятно, в какой-то степени обусловлено частыми пожарами и выпасом.

Видовое разнообразие и обилие лишайников незначительны, доминируют главным образом те же виды, что и в ранее описанных степных сообществах. Довольно редко встречается *Acarospora schleicheri* и однажды только в этих степях был найден слизистый лишайник *Leptogium pusillum*. Среди горизонтальных слоевищ кладоний попадаются мелкие розетки *Peltigera lepidophora*.

Мхи занимают открытые незадернованные пространства. Обычно это *Phascum cuspidatum* var. *piliferum*, *Barbula icmadophila*, *Bryum caespiticium*, *Tortula ruralis*, *Desmatodon leucostomus*.

Овсецовые степи. Приурочены к пологим участкам безлесных склонов с многогумусными почвами. Они занимают промежуточ-

ное положение между луговыми и настоящими горными степями. Доминирует эндемичный вид *Helictotrichon krylovii*. На равнинных участках овсец образует эпигейно-лишайниковые овсецовые степи с келерией (*Koeleria cristata*) и бурачком (*Alyssum obovatum*). На склонах по опушкам лиственничников встречаются лишайниково-моховые с *Rhytidium rugosum* овсецовые степи.

Видовой состав лишайников в овсецовых степях значительно богаче, чем в житняковых и твердоватоосочковых. В сложении напочвенного покрова принимают участие характерные для степных сообществ *Cornicularia steppae*, *Psora asiaecentralis*, *P. globifera*, *Rinodina nimbosa* var. *sphaerocarpa*, *Diploschistes bryophilus*, *Physconia muscigena* и *Parmelia vagans*. Довольно часто встречаются горизонтальные слоевища кладоний и местами много *Cetraria nivalis*, а на растительных остатках — *Caloplaca saxifragarum* и *Candelariella aurella*. Рассеянно попадаются небольшие розетки *Peltigera rufescens* и *P. erumpens*.

Эпигейно-лишайниковые овсецовые степи очень бедны мхами, отмечены только *Bryum argenteum*, *Ceratodon purpureus* и *Tortula ruralis*. В лишайниково-моховых овсецовых степях, кроме *Rhytidium rugosum*, растут *Thuidium abietinum*, *Tortula ruralis*; на щебнистом субстрате появляются *Encalypta rhabdocarpa* и *E. vulgaris*.

Осочково-овсецовые лугостепи. Эта формация тяготеет к менее иссушенным склонам, главным образом — к опушкам лиственничников. Роль овсеца уменьшается, в травостое появляются лугостепные осоки *Carex pediformis* и *C. obtusata*. По видовому разнообразию лишайников эти степи наряду с келериевыми являются самыми богатыми. Здесь, кроме видов, обычных в степных сообществах, встречаются также аркто-бореальный вид — *Caloplaca jungermanniae*, аркто-альпийский *Ochrolechia upsaliensis* и бореальный *Peltigera erumpens*. Присутствие этих видов можно объяснить близостью лиственничников.

На видовой состав мохового покрова оказывают влияние как лиственничники, так и щебнистый субстрат. Поэтому, кроме видов, характерных только для степей — *Phascum cuspidatum* var. *piliferum*, *Bryum caespiticium*, *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, *Encalypta vulgaris*, здесь растут виды, общие для степей и остепненных лиственничников — *Rhytidium rugosum*, *Tortula ruralis*, *Polytrichum juniperinum*, *Pylaisia polyantha*.

Осоково-мятликовые лугостепи. Занимают по экологическим условиям промежуточное положение между настоящими степями и остепненными лиственничниками. Для них характерно присутствие в травостое мезофильно-степных, лесных и некоторых тундровых видов. Лишайников мало, видовой состав их однообразен. К обычным широко распространенным в степных сообществах лишайникам прибавляется ряд видов, приуроченных к щебнистому субстрату: *Aspicilia cinerea*, *A. laevata*, *Physcia caesia*.

Видовой состав мхов в лишайниковых осоково-мятликовых лугостепях оказался более разнообразным, чем в разнотравно-моховых и лишайниково-моховых осоково-мятликовых лугостепях, за счет присутствия видов, в исследуемом районе характерных для степных сообществ. В последней же ассоциации моховой покров развит лучше, но видовой состав его обеднен и представлен главным образом мхами, характерными для сухих лиственничников — *Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum*, *Tortula ruralis*.

Типчаковые криофитные степи с *Festuca auriculata*. Приурочены к южным склонам в подгольцовом поясе. Характеризуются присутствием ряда гемикриофильных видов (*Calamagrostis purpurascens*, *Draba cinerea*, *Dracocephalum palmatum*). Лишайники в типчаковых степях не обнаружены. Из мхов отмечено всего три вида — *Ceratodon purpureus*, *Bryum argenteum* и *Tortula ruralis*; их роль незначительна.

Петрофитные степи. Этот подтип степей объединяет горные холодно-полынные степные сообщества с доминированием *Artemisia*

frigida и растительные сообщества с преобладанием *Alyssum obovatum*, *Orostachys spinosa*, *Saxifraga multiflora*. Петрофитные степи занимают крутые эродированные склоны южной экспозиции. Мохово-лишайниковый ярус очень разрежен. Из лишайников преобладают *Parmelia vagans*, *Rinodina nimbosa* var. *sphaerocarpa*, *Cornicularia steppae*, *Diploschistes bryophilus*. Довольно много горизонтальных слоевищ кладоний, а на отмерших кустиках полыни — *Candelariella aurella*, на щебне — *Parmelia tinctina*, *P. borisorum*, *Aspicilia cinerea*. Среди редких лишайников следует отметить *Aspicilia aspera* и *A. desertorum*, которые встречаются еще в келериевых степях. Из мхов здесь присутствуют, образуя мелкие пятна, *Pterygoneurum kozlovii*, *P. subsessile*, *Barbula icmadophila*, *Polytrichum piliferum*, *Tortula ruralis*, *Rhytidium rugosum*.

Остепненные галофитные луга. Встречаются по днищам обсохших озерных котловин термокарстового происхождения с засоленными почвами. Основным доминантом в них является бескильница (*Puccinellia hauptiana*). Лишайники не обнаружены. Моховой ярус развит очень слабо и представлен в основном двумя видами — *Leptobryum pyriforme* и *Desmatodon leucostomus*.

Сообщества остепненных опушек лиственничников. На южных опушках местами встречаются сообщества из березы кустарниковой *Betula fruticosa* и ивы сухолюбивой *Salix xerophila*. Состав лишайников на остепненных опушках резко отличается от такового степных сообществ. Так, доминантные в степях лишайники *Parmelia vagans*, *Physconia muscigena* и *Cornicularia steppae* встречаются здесь довольно редко и только на открытых участках. Лишайниковый покров на южных опушках вообще развит слабо. В основном это — широко распространенные виды рода *Peltigera* (*P. rufescens*, *P. canina*, *P. malacea* и др.). Из кладоний найдены *Cladonia pyxidata* и *C. pocillum*. На коре веточек лиственниц преобладают листоватые виды — *Hypogymnia physodes*, *Parmelia olivacea*, *P. sulcata*, а среди накипных — *Lecidea symmicta*.

Моховой покров на остепненных опушках развит хорошо, но довольно беден по составу. Мощный ковер образует *Rhytidium rugosum*, в котором отдельными куртинами вкраплены *Tortula ruralis*, *Tortella fragilis*, *Thuidium abietinum*, *Polytrichum piliferum*, *Dicranum spadiceum* и *Hypnum subimponens*. На стволиках ивы и березки ближе к основанию поселяются *Orthotrichum speciosum*, *Eurhynchium pulchellum*. На сухих открытых участках растет *Phascum cuspidatum* var. *piliferum*. Там, где кустарничковая полоса вдоль опушек отсутствует, можно встретить варианты лугостепных сообществ с *Helictotrichon krylovii*, *Poa botryoides*. Теневые опушки заняты более мезофитными вариантами растительности с *Poa botryoides*, *Potentilla arenosa*. В лишайниковом покрове теневых опушек усиливается роль кладоний. Появляются такие виды, как *Cladonia chlorophaea*, *C. fimbriata*, *C. coniocraea* и *Cetraria cucullata*. На валежнике растут *Hypogymnia bitteri*, *H. physodes*, а на гнилой древесине — *Calicium abietinum*. В хорошо развитом моховом покрове, кроме *Rhytidium rugosum* и *Polytrichum juniperinum*, появляется ряд более влаголюбивых видов, отсутствующих в степных сообществах: *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum congestum*, *Drepanocladus uncinatus*.

Ложнотаежные моховые остепненные леса. Подразделяются на сухие бруснично-ритидиевые и остепненные травяно-моховые лиственничники. В бруснично-ритидиевых лиственничниках, занимающих пологие склоны сопок, увеличивается роль бореальных лишайников; совершенно исчезают многие виды, обильно встречающиеся в степных сообществах. Чаще лишайники выделяются небольшими пятнами на фоне мхов. Преобладают *Peltigera malacea*, из кладоний — *Cladonia amaurocraea* и *Cladina arbuscula*, встречается *Cetraria laevigata*, *C. cucullata*. Более разнообразен видовой состав лишайников, растущих у оснований стволов лиственницы и на пнях (*Peltigera leucophlebia*, *Parmelia sulcata*, *Cladonia cenotea*, *Lecidea symmicta*, *Hypogymnia physodes*, *Cetraria pinastri* и др.). Представляется интересным нахождение

в этих лиственничниках аркто-альпийских видов — *Asahinea chrysantha*, *Dactylina arctica*, *Rinodina turfacea*, но встречаются они редко и в незначительных количествах.

В бруснично-ритидиевых лиственничниках хорошо развит моховой покров, образованный *Rhytidium rugosum* с примесью *Drepanocladus uncinatus*, но на вершинах сопок в таких лиственничниках моховой ярус сильно разрежен; благодаря щебнисто-каменистому субстрату здесь появляются *Polytrichum piliferum*, *Thuidium abietinum*, *Tortula ruralis*, *Encalypta rhabdocarpa*.

В травянисто-моховых лиственничниках, приуроченных к днищам неглубоких падей и распадков, прорезающих степные склоны, видовой состав лишайников мало отличается от такового в бруснично-ритидиевых лиственничниках. Только в них найдены мультирегиональные виды — *Cladina rangiferina*, *C. stellaris* и *Peltigera aphthosa*.

Видовой состав мхов в этих лиственничниках разнообразнее, чем в сухих бруснично-ритидиевых. Шире представлена группа мхов-эпифитов, включающая *Amblystegium juratzkanum*, *Orthotrichum speciosum*, *Pylaisia polyantha*. Мхи-эпифиты растут главным образом на стволиках кустарниковых ив и берез. На почве обильны *Drepanocladus sendtneri*, *Mnium rugicum*, к ним примешивается *Campylium polygamum*. На щебнистом субстрате отмечены *Tortula mucronifolia*, *Myurella julacea*, *Eurhynchium pulchellum*, *Distichium capillaceum*, *Cirriphyllum cirrosum*. Как результат пожаров в моховом покрове лиственничников обильно растут *Ceratodon purpureus* и *Bryum argenteum*.

Таким образом, список лишайников для лесостепного ландшафта в среднем течении р. Индигирки, составленный при обработке сборов к геоботаническим описаниям, включает 96 видов, а список мхов — 38 видов.

Лишайники в степных сообществах принимают более активное участие, часто им принадлежит ведущая роль в напочвенном покрове, что не типично для северных луговых степей запада Евразии и сближает рассматриваемые сообщества с южными вариантами степей с менее сомкнутым травяным покровом. По видовому разнообразию лишайников келериевые степи занимают ведущее положение; менее всего лишайников в житняковых степях каменистых эродируемых склонов и твердоватоосочковых степях и лугостепях. Роль доминантов напочвенных лихеносинузий в степных сообществах играют *Parmelia vagans*, *Diploschistes bryophilus*, *Cornicularia steppae*, *Rinodina nimbosa* var. *sphaerocarpa*, *Candelariella aurella*, *Caloplaca stillicidiorum*, *C. saxifragarum*.

При сравнении видового состава лишайников лесостепного ландшафта среднего течения р. Индигирки, горных степей и степной зоны Монголии (Цогт, 1976) и прерий Северной Америки (Looman, 1964) отмечены общие виды. Так, общими для лесостепного ландшафта Якутии и горных степей МНР являются 12 видов (из 19), а для степной зоны МНР — 15 видов (из 25). Среди них можно назвать *Acarospora schleicheri*, *Diploschistes bryophilus*, *D. steppicus*, *Dermatocarpon hepaticum*, *Endocarpon pusillum*, *Parmelia vagans*, *Psora asiaecentralis*, *P. decipiens*, *P. globifera*, *Physconia muscigena*, *Rinodina nimbosa* и др. Количество общих видов уменьшается в пустынно-степной и пустынной зонах МНР. Наблюдается также сходство видового состава лишайников в сообществах прерий в Северной Америке. Например, в ассоциации Parmelietum chlorochroae из Северной Америки насчитывается 20 видов лишайников, из них 8 видов встречаются в Якутии. Это *Acarospora schleicheri*, *Cladonia pocillum*, *Collema tenax*, *Dermatocarpon hepaticum*, *Endocarpon pusillum*, *Lecidea* (*Psora*) *decipiens*, *Parmelia chlorochroa*=*Parmelia vagans*, *Rinodina nimbosa*. В другой ассоциации — Physcietum muscigenae — из 18 видов 8 являются общими. Это *Bacidia muscorum*, *Caloplaca jungermanniae*, *C. stillicidiorum*, *Candelariella aurella*, *Lecanora epibryon*, *Leptogium tenuissimum*, *Phaeophyscia constipata*, *Physconia muscigena*. Большинство этих видов имеют довольно широкое распространение. Таким образом, сообщества

лесостепного ландшафта среднего течения р. Индигирки больше тяготеют к горно-степным и степным сообществам МНР.

Впервые для Восточной Сибири приводятся 7 пустынно-степных видов: *Dermatocarpon desertorum*, *Endocarpon subfoliaceum*, *Psora asiaecentralis*, *Aspicilia aspera*, *A. desertorum*, *Rinodina terrestris*, *Caloplaca tominii*; среднее течение р. Индигирки является самой восточной точкой их распространения.

Роль мхов во всех сообществах лесостепного ландшафта за исключением остепненных лиственничников и их опушек очень незначительна. Особенно это касается эпигейно-лишайниковых овсецовых и типчаковых криофитных степей и галофитных лугов, для которых приводится 2—3 вида. К числу характерных видов мхов местных степей относятся *Phascum cuspidatum* var. *piliferum*, *Pterygoneurum subsessile*, *P. kozlovii*, *Barbula icmadophila*, *Bryum caespiticium*, *Tortula ruralis*. Хотя эти виды не являются специфически степными, но приводятся разными авторами для степных сообществ Алтае-Саянской области, Монголии, Саратовской обл. и т. д.

ЛИТЕРАТУРА

Аболин Р. И. 1929. Геоботаническое и почвенное описание Лено-Вилюйской равнины. Тр. ком. по изуч. ЯАССР, 10.

Абрамова А. Л., Ц. Цэгмэд. 1975. Интересные виды мхов западной Монголии. Нов. сист. низш. раст., 12.

Бардунов Л. В. 1974. Листостебельные мхи Алтая и Саян.

Караваев М. Н. 1945. Краткий анализ флоры степей Центральной Якутии. Бот. ж., 30, 6. — 1958. Фрагменты реликтовых степей с *Helictotrichon krylovii* (Pavl.) Henrard в Якутии. Бот. ж., 43, 4. — 1968. *Agropyron karavaevii* P. Sm. как еще один пример азиатско-американских степных связей. Бот. ж., 53, 10. — 1976. О составе синузий напочвенных лишайников в реликтовых степных сообществах Якутии. Бот. ж., 61, 7.

Караваев М. Н., Л. А. Добрецова. 1964. Краткий очерк растительности долины р. Неры в ее нижнем течении (бассейн верхней Индигирки). Бот. ж., 49, 11.

Караваев М. Н., С. З. Скрябин. 1971. Овсецовые степи с *Helictotrichon krylovii* (Pavl.) Henrard на крайнем Северо-Востоке Сибири. Бот. ж., 56, 10.

Работнов Т. А. 1945. О степях Центральной Якутии. Природа, 2.

Симонов Г. П. 1972. Бриофлора Молдавской ССР.

Скрябин С. З. 1968. Степная растительность в среднем течении р. Индигирки. Автореф. канд. дис. Якутск. — 1973. Фрагменты ковыльных степей со *Stipa decipiens* P. Smirn. на Северо-Востоке Сибири. Бот. ж., 58, 8.

Цогт У. 1976. Напочвенные лишайники Монгольской Народной Республики. Канд. дис. Л.

Черепанова Л. А. 1971. Листостебельные мхи Саратовской области. Бот. ж., 56, 12.

Шелудякова В. А. 1938. Растительность бассейна р. Индигирки. Сов. бот., 4—5. — 1957. Степная растительность Якутского Заполярья. Тр. инст. биол. ЯФ СО АН СССР, Ботаника, 3.

Юрцев Б. А. 1962. О флористических связях между степями Сибири и прериями Сев. Америки. Бот. ж., 47, 3. — 1964. Ботанико-географический очерк индигирского склона горного узла Сунтар-Хаята (Восточная Якутия). Тр. Бот. инст., сер. 3, вып. 16. — 1979. Фрагмент лесостепного ландшафта в среднем течении р. Индигирки. В кн.: VII симпозиум биологических проблем Севера. Апатиты.

Юрцев Б. А., В. Н. Андреев, В. И. Перфильева, З. П. Савкина. 1975. Путеводитель ботанической экскурсии в Северо-Восточную Якутию.

Яровой М. И. 1939. Растительность бассейна р. Яны и Верхоянского хребта. Сов. бот., 1.

Looman J. 1964. The distribution of some lichen communities in the Prairie Provinces and adjacent parts of the Great Plains. Bryologist, 67, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 XII 1978.

SUMMARY

In the course of complex studies of vegetative cover in the middle reaches of Indigirka river the specific composition of lichens and mosses in the forest-steppe landscape and their ecologo-coenotic role have been determined. A list of 98 lichen and 38 moss species is presented. Lichens have been found to play an important role in steppe communities, while in clerial steppes they occupy a leading position. The role of mosses in steppe communities is much more moderate, their poor specific composition is noted. On the basis of correspondence of lichens and mosses to certain substrates and plant communities eleven ecologo-coenotic groups have been distinguished.

УДК 581.9 (285.2) (470.311)

О. Н. Успенская

ИСТОРИЯ ОЗЕРА БЕЛОЕ (МОСКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ), ВОССТАНОВЛЕННАЯ ПО ДАННЫМ БИОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

O. N. USPENSKAYA. THE HISTORY OF THE LAKE BELOYE (MOSCOW REGION) RECONSTRUCTED BY MEANS OF BIOLOGICAL ANALYSIS

Использованы данные видового и группового анализов остатков водорослей (*Cyanophycophyta*, *Bacillariophycophyta*, *Chrysophycophyta*, *Chlorophycophyta*), древесной пыльцы, тканей высших растений, беспозвоночных животных. С помощью комплексного биологического анализа последовательных слоев озерных отложений установлены шесть стадий развития озера, которые определялись климатом: пребореальная, бореальная, атлантическая, суббореальная, субатлантическая и современная. Количество органического вещества в соответствующих слоях отложений и некоторые химические анализы подтверждают сделанные выводы.

Использование биологических данных для выводов, касающихся истории водоемов, начато В. Н. Сукачевым (1904, 1906а, б; 1914). В. В. Кудряшов (1924) и И. И. Месяцев (1924) сделали попытку увязать данные анализа остатков высших растений и беспозвоночных животных в отложениях Косинских озер с основными этапами их истории. В настоящее время имеется целый ряд работ, авторы которых делают выводы исторического плана на основании изучения в отложениях озер отдельных групп биологических остатков: пыльцы, высших растений, диатомовых водорослей. Н. В. Кордэ (1953, 1959а, б, 1960) разработала методику группового экологического анализа остатков водорослей и беспозвоночных животных, которая с успехом применялась ею для типологических, стратиграфических целей и для восстановления истории озер в голоцене.

Восстановление исторических закономерностей формирования современных биогеоценозов, в том числе озер, приобретает в настоящее время особый теоретический и практический интерес в связи с процессом стихийных антропогенных изменений биосферы и необходимостью придать этому процессу нужное для человека направление. Метод Н. В. Кордэ дает возможность изучать историю развития структуры экосистемы и ее функционирования в целом, а не только историю развития отдельных компонентов этой экосистемы. Индикаторное преимущество структуры сообществ перед индикаторным значением видов очевидно (Смирнов, 1976), поэтому метод Н. В. Кордэ позволяет восстанавливать прошлое водоемов с большей полнотой и точностью, чем это возможно с помощью методов только видового экологического анализа.

В нашей работе мы использовали метод Н. В. Кордэ для восстановления истории оз. Белое Люберецкого р-на Московской обл. В общую схему комплексного биологического анализа, по Н. В. Кордэ, нами включен подсчет остатков тканей высших растений.

Пробы отложений отбирались в центре озера послойно, начиная от поверхности сапропелей до коренного дна, сначала через 0.5 м, у дна — чаще, в зависимости от видимой невооруженным глазом слоистости. Глубина воды в месте отбора 7.5 м. Во всех пробах по общепринятой методике (Пыльцевой анализ, 1950) проведен пыльцевой анализ. Зольность определялась методом сухого сжигания, общий азот — по Кьель-

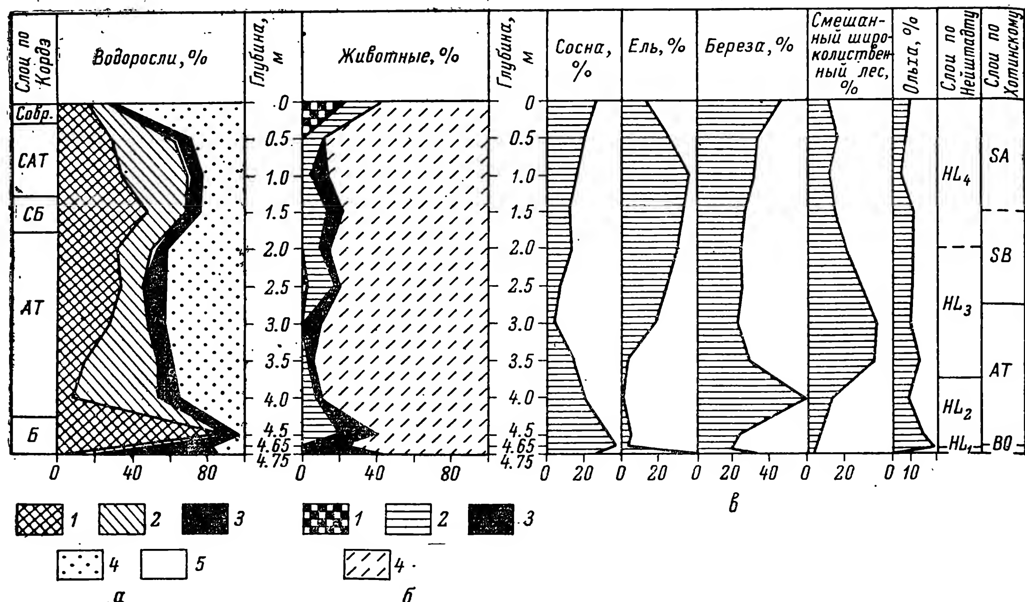


Рис. 1. Биостратификация и пыльцевая диаграмма отложений центральной части оз. Белое.

Здесь и на рис. 2 *по оси ординат* — глубина взятия проб, начиная от поверхности отложений, м (отрезок этой оси, равный 0.5 см, соответствует 0.5 м); *по оси абсцисс* — процентное содержание биологических компонентов (каждый отрезок, равный 0.5 см на этой оси, соответствует 20% остатков организмов).

а — водорослевая диаграмма. Сумма всех остатков водорослей, подсчитанных в экземплярах в 1 мм³ отложений каждого из уровней, принята за 100%. Доля участия разных групп водорослей в процентах вычислена по отношению к этой общей сумме. На диаграмме относительное участие каждой из групп водорослей в формировании отложений показано в виде заштрихованной соответствующим образом части прямоугольника с основанием 2.5 см, обозначающим сумму всех водорослей (100%). *1* — синезеленые, *2* — протококковые, *3* — золотистые, *4* — диатомовые, *5* — прочие водоросли. *б* — зоологическая диаграмма. Построена аналогично водорослевой. Сумма всех остатков животных, подсчитанная в экземплярах в 1 мм³ отложений каждого из уровней, принята за 100%. Относительное содержание разных групп животных вычислено по отношению к этой общей сумме. *1* — коловратки, *2* — простейшие, *3* — губки, *4* — ветвистоусые рачки.

в — пыльцевая диаграмма. В пробах каждого уровня подсчитано по 300—400 зерен пыльцы древесных пород. Доля участия каждой из пород в пыльцевом спектре вычислена по отношению к этой общей сумме пыльцы. Результаты представлены на рисунке в виде «теневых» кривых: заштрихованная часть показывает, какой процент от суммы всей пыльцы древесных пород приходится на долю данной породы.

Здесь и на рис. 2 и 3 в крайней левой колонке рисунка показано стратиграфическое разделение толщи отложений по методу Н. В. Кордэ: *Совр.* — современный слой, *САТ* — субатлантический, *СБ* — суббореальный, *АТ* — атлантический, *Б* — бореальный. В двух крайних правых колонках рисунка показано стратиграфическое разделение толщи отложений по М. И. Нейштадту и Н. А. Хотинскому: HL_4 — поздний голоцен, HL_3 — средний голоцен, HL_2 — ранний голоцен, HL_1 — древний голоцен; *SA* — субатлантический слой, *SB* — суббореальный слой, *AT* — атлантический слой, *BO* — бореальный слой.

далю, марганец и медь — по Ринькису, подвижные фосфор и железо — по Кирсанову.

Пыльцевая диаграмма разреза (рис. 1, *в*) типична для голоценовых отложений центральных областей европейской части СССР (Нейштадт, 1957). Самый нижний слой (приблизительно 5 см) относится к раннему голоцену (начало области «нижней ели»); граница между ранним и средним голоценом проводится на уровне 3.75 м; между средним и поздним — граница неясная, так как минимум березы на нашей кривой выражен очень слабо, а рациональная граница ели начинается с уровня 3.5 м. Если следовать Н. А. Хотинскому (1977), то получим несколько другое стратиграфическое разделение толщи нашего разреза: максимум сосны (уровень 4.65 м) определяет границу между бореальным и атлантическим временами; между атлантическим и суббореальным границу можно провести на уровне 2.75 м; между субатлантическим и суббореальным временами четкой границы нет, так как наша кривая ели не имеет двух ясно выраженных верхних максимумов.

Таким образом, на основании только пыльцевой диаграммы древесной растительности точно установить границы периодов голоцена нельзя.

Микроскопическое население водоема, особенно водоросли, гораздо более точно, нежели древесная растительность, фиксирует изменения условий окружающей среды, так как за вегетационный период успевает смениться несколько поколений этих организмов. На основании содержания остатков основных групп водорослей и животных границы периодов определяются очень точно (рис. 1). Каждому из периодов соответствует определенная стадия развития озера. Как мы увидим ниже, данные видового экологического анализа, зольность и содержание некоторых химических компонентов подтверждают, дополняют и уточняют выводы по истории оз. Белое, сделанные нами на основании группового экологического анализа.

За историю своего существования оз. Белое прошло следующие стадии развития.

1. Пребореальная, или раннебореальная, стадия. Холодный, чистый, пресный водоем, хорошо аэрируемый, олиготрофно-дистрофного характера, с окислительными условиями у глинисто-песчаного дна, в достаточной степени заросший макрофитами. Этой стадии соответствуют отложения на уровне 4.75 м. В них преобладают цисты хризомонад и остатки высших растений (см. таблицу и рис. 1, *а*). Имеются остатки холодолюбивой бентосной диатомовой флоры позднеледниковья: североальпийские *Pinnularia lata* (Bréb.) W. Sm. и *P. borealis* Ehr. (рис. 2, *в*). Около половины всех остатков животных приходится на долю губок (рис. 1, *б*), развивающихся только при наличии хорошей аэрации водоема и отсутствии сильной взмученности воды. Наличие окислительных условий у дна подтверждает общее количество органических остатков, наименьшее по разрезу в этом слое (см. таблицу). Откладывались в озере высокозольные торфянисто-хризомонадовые илы с содержанием органических веществ 5.5% на абсолютно сухое вещество.

2. Бореальная стадия. Обмелевший, сильно заросший макрофитами, достаточно хорошо прогреваемый водоем с чертами еще большей дистрофии, чем на предыдущей стадии, довольно хорошо аэрируемый вследствие своей мелководности, немного загрязненный органическими веществами. Этой стадии соответствуют отложения на уровнях 4.65—4.25 м. В них преобладают остатки высших растений, главным образом камыша, и синезеленых планктонных водорослей (*Aphanizomenon*, *Anabaena*), оставляющих в илу массу своих спор только при достаточно теплых условиях вегетации (см. таблицу, рис. 1, *а*, 2, *а*). Откладывались в озере высокозольные торфянистые и цианофицейно-торфянистые илы с содержанием органического вещества 10—12%.

3. Атлантическая стадия. Несколько повысивший свой уровень, эвтрофный, чистый, слабо проточный, с восстановительными условиями у дна в периоды стагнации водоем. Этой стадии соответствуют отложения на уровнях 4.25—1.75 м. На увеличение подтока вод, несущих биогенные элементы (силикаты, нитраты, фосфаты, железо), ясно указывает возрастание обилия сначала протококковых, а затем диатомовых водорослей, которые господствуют в отложениях до уровня 2.0 м (см. таблицу и рис. 1, *а*). Об увеличении обводненности озера на этой стадии свидетельствует также увеличение обрывков тканей рдестов в составе остатков высших растений. О том, что озеро оставалось неглубоким в месте нашего пункта отбора проб и в достаточной степени заросшим макрофитами, свидетельствует господство среди диатомей обрастателей *Fragilaria construens* (Ehr.) Grun. с разновидностями, *F. brevistriata* Grun., *Achnanthes lanceolata* (Bréb.) Grun. в первой половине этого периода и донных видов *Navicula bacillum* Ehr., *N. radiosa* Kütz., *Neidium iridis* f. *vernale* Reich., *N. iridis* var. *amphigomphus* (Ehr.) V. H., *Stauroneis phoenicenteron* Ehr. — во второй; из планктонных видов диатомей преобладает *Melosira italica* (Ehr.) Kütz. — литоральная форма эвтрофных водоемов (рис. 2, *г*). К концу атлантического периода происходили постепенное заполнение озерной ванны илами и некоторое обеднение воды биогенными элементами, на что указывает нарастание в отложениях обилия

Суммарное обилие остатков организмов (в экз./мм^3) в отложениях оз. Белое Московской обл.

Группа организмов	Глубина от поверхности отложений, м											
	0.0	0.5	1.0	1.5	2.0	2.5	3.0	3.5	4.0	4.5	4.65	4.75
Остатки водорослей												
Синезеленые	3310	920	2290	3330	3050	3160	2680	1940	994	2740	183	120
Диатомовые	15460	878	1480	1620	3800	3820	3910	4760	3830	82	83	195
Пирофитовые	2	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Протококковые	2030	1020	2450	1460	1820	1140	1800	4940	5030	126	41	10
Вольвоксовые	50	7	+	4	+	4	—	+	21	3	—	—
Десмидиевые	216	8	29	8	8	+	—	+	22	3	—	—
Зеленые нитчатые	+	4	—	19	21	8	+	—	7	—	—	—
Эвгленовые	1	+	+	+	+	—	10	+	11	—	—	5
Золотистые	11	317	495	567	680	1060	1020	1140	1320	170	183	1070
Остатки всех водорослей	21080	3158	6744	7008	9379	9192	9420	12780	11235	3124	490	1400
Остатки тканей высших растений	30	342	611	466	434	564	698	890	992	1900	5270	1600
Пыльца и споры	24	53	77	84	65	89	97	105	173	31	82	11
Остатки животных												
Коловратки	17	+	—	—	—	4	—	—	+	—	—	—
Простейшие	14	27	19	38	24	33	+	10	18	13	—	—
Ветвистоусые рачки	39	223	313	201	238	164	213	259	208	36	33	30
Губки	+	+	29	19	13	4	20	+	7	10	8	25
Насекомые	1	7	5	4	+	—	+	+	+	+	+	5
Остатки животных	71	257	366	262	275	205	233	269	233	59	41	60
Сумма остатков	21205	3810	7798	7820	10153	10050	10448	14044	12633	5114	5883	3071

Примечание. Минус — отсутствие компонента, плюс — присутствие единичных экземпляров.

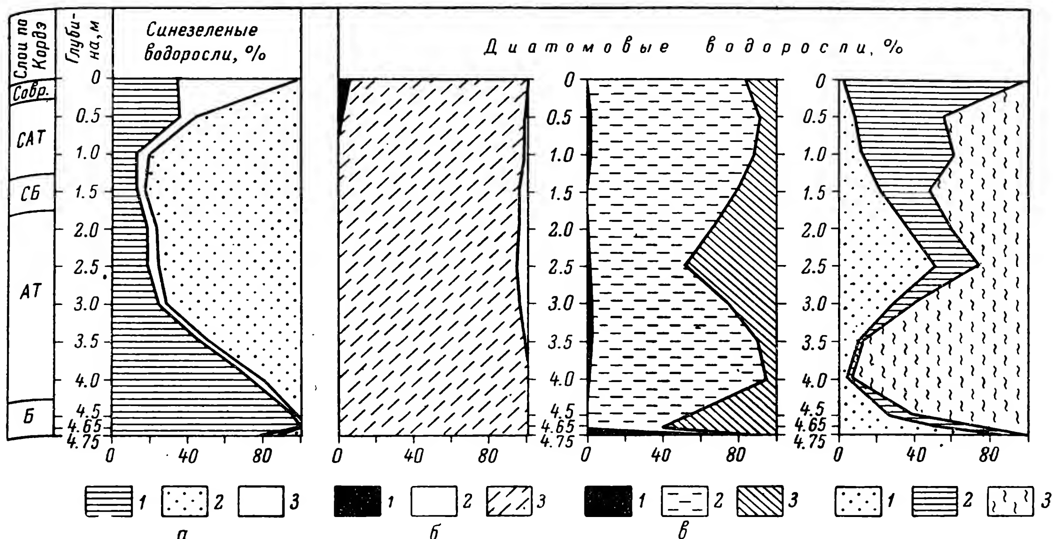


Рис. 2. Альгологические диаграммы отложений центральной части оз. Белое.

а — диаграмма синезеленых водорослей, показывающая процентные соотношения между планктонными и донными видами. Сумма остатков всех синезеленых водорослей в экземплярах, подсчитанная в 1 мм³ отложений, принята за 100%. Относительное содержание указанных экологических групп вычислено по отношению к этой сумме. *1* — планктонные виды (анабена, афанизоменон), *2* — донные виды (лингбия, хлороглея), *3* — прочие виды.
Диаграмма диатомей разной галобности (*б*): *1* — галофилы, *2* — галофобы, *3* — индифференты; разного распространения (*в*): *1* — североальпийские, *2* — космополиты, *3* — бореальные; разного местообитания (*г*): *1* — донные, *2* — планктонные, *3* — обрастатели.
Количество панцирей диатомей в экземплярах, подсчитанное в 1 мм³ отложений, принято за 100%; относительное участие видов, разных по галобности, распространению, местообитанию, вычислено по отношению к этой сумме.

донных синезеленых водорослей: *Lyngbya* sp. sp., *Chlorogloea microcystoides* Geitl., *Ch. purpurea* Geitl. и снижение количества протококковых водорослей *Scenedesmus* sp. sp., *Tetraëdron minimum* (A. Br.) Hansg., *Botryococcus braunii* Kütz. Об этом же может свидетельствовать факт некоторого возрастания численности галофобов из числа диатомей к концу рассматриваемого периода (рис. 2, *б*). Характерный выступ на уровне 2.5 м (рис. 2, *в*, *г*) образовала донная бореальная *Navicula radiosa*. Возможно, что это свидетельство кратковременного ухудшения климата — повышения его сухости и похолодания в пределах атлантического периода. На этом же уровне имеется максимум *Pinnularia gibba* Ehr. — представителя дистрофных водоемов бореальных областей; небольшое увеличение цист хризомонад; увеличение общего количества непланктонных корненожек, какое наблюдается также в бореальных и суббореальных слоях рассматриваемого разреза (рис. 1, *б*). Фазы ухудшения климата в атлантическом периоде неоднократно констатировала Н. В. Кордэ (1960). В водоеме на этой стадии откладывались протококково-диатомовые и диатомово-цианофицейные органо-глинистые сапропели с содержанием органического вещества 50—68%.

4. Суббореальная стадия. Обмелевший, снизивший свой уровень, заболоченный по берегам, с признаками дистрофии стоячий водоем с восстановительными условиями у дна. Этой стадии соответствуют отложения на уровне 1.5 м. В них преобладают остатки синезеленых водорослей (рис. 1, *а*); в основном они представлены донными видами *Lyngbya* и *Chlorogloea*, которые в это время достигли максимального развития за всю историю озера (рис. 2, *а*). Роль диатомей сильно упала; среди них численность обрастателей (виды *Fragilaria*) самая большая (рис. 2, *г*). Среди остатков высших растений увеличилась роль болотных видов: рогоза, камыша, осок, тростника, зеленых мхов. Откладывались в озере цианофицейно-диатомовые сапропели с наибольшим для изучаемого разреза содержанием органического вещества — 72%. К таким результатам может привести только повышение сухости климата.

В литературе до сих пор дебатируется вопрос о ксеротермии всего суббореального периода или периода суббореального потепления (Хотинский, 1977). Наши данные свидетельствуют в пользу ксеротермии. Несомненно, при более дробном отборе проб в суббореальных слоях сапропелей можно получить новые данные для выяснения характера этого сложного этапа истории растительности и климата.

5. Субатлантическая стадия. Вновь обводнившийся, ставший слабо проточным (или сточным) эвтрофный водоем с сильно заиленной озерной ванной, с восстановительными условиями у дна и поредевшими зарослями макрофитов. Этой стадии соответствуют отложения уровней 1.25—0.25 м. В них повысилось содержание остатков протококковых (*Scenedesmus*, *Pediastrum*) и диатомовых водорослей, а количество синезеленых снизилось (см. таблицу и рис. 1, *а*). Среди остатков высших растений в значительных количествах появился роголистник, остатков болотных видов стало меньше. Возрастание относительного обилия планктонных диатомей *Synedra acus* Kütz., *Melosira italica*, начавшееся в этом периоде, свидетельствует о том, что в силу заиления озерной ванны и уменьшения прозрачности воды условия для развития донных диатомей стали хуже, заросли макрофитов поредели, вследствие чего диатомей обрастателей также стало меньше.

Характер кривых относительного обилия основных групп организмов на протяжении субатлантического и суббореального периодов повторяет характер кривых на протяжении атлантического и бореального периодов, только в последнем случае они более ярко выражены. Это свидетельствует о сходном порядке смены условий (главным образом климатических) на указанных отрезках времени.

Поскольку связь с окружающим ландшафтом на этой стадии стала теснее, чем на предыдущей, в отложениях повысилась роль терригенных компонентов. Как и в атлантическую стадию, в озере откладывались органо-глинистые сапропели с содержанием органического вещества 50—67%. По биологическому составу они могут быть названы протококково-цианофицейными и диатомово-цианофицейными.

6. Современная стадия. Сильно заиленный эвтрофный водоем, слабо заросший макрофитами, слабо проточный, с резко восстановительными условиями у дна, испытывающий сильное влияние человека. В придонных слоях воды присутствует сероводород в количестве до 13 мг/л (Кузнецов, 1970). В планктоне в течение трех весенних месяцев преобладают диатомеи, в остальное время года — синезеленые водоросли. На дне озера накапливаются диатомовые сапропели с остатками *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun. et var. *minutulus* (Kütz). Grun., *Nitzschia paleacea* Grun., *Synedra acus*, *Fragilaria crotonensis* Kitt. и др. (см. таблицу и рис. 1, *а*, рис. 2, *г*). Дно озера почти до самых берегов выстлано полужидким, легко взмучивающимся пелогеном. Насосная станция, периодически накачивая воздух под лед, дополнительно поднимает ил со дна, поэтому вся донная и зарослевая флора и фауна фактически прекратили свое существование; полностью исчезли губки (рис. 1, *б*). Рыбохозяйственное значение озера сильно упало. Вернуть ему былую славу обильного рыбой угодья можно только очисткой озерной ванны от сапропелей.

Как мы видели, содержание органического вещества в сапропелях соответствует выделенным нами стадиям. Зольность (величина, обратная содержанию органического вещества) имеет наибольшую величину в пребореальном и бореальном слоях (рис. 3, *а*), чему способствуют слабая минерализация воды бывшего водоема, отсутствие густой облесенности окружающей местности, наибольшая проточность в пребореальное время. Наименьшую величину имеет зольность в суббореальном слое в результате превращения озера в заболоченный стоячий водоем, в котором процесс минерализации органического вещества подавлен, а терригенный снос минимален. Кривая общего азота (рис. 3, *б*) находится в полном соответствии с содержанием органического вещества: чем больше органи-

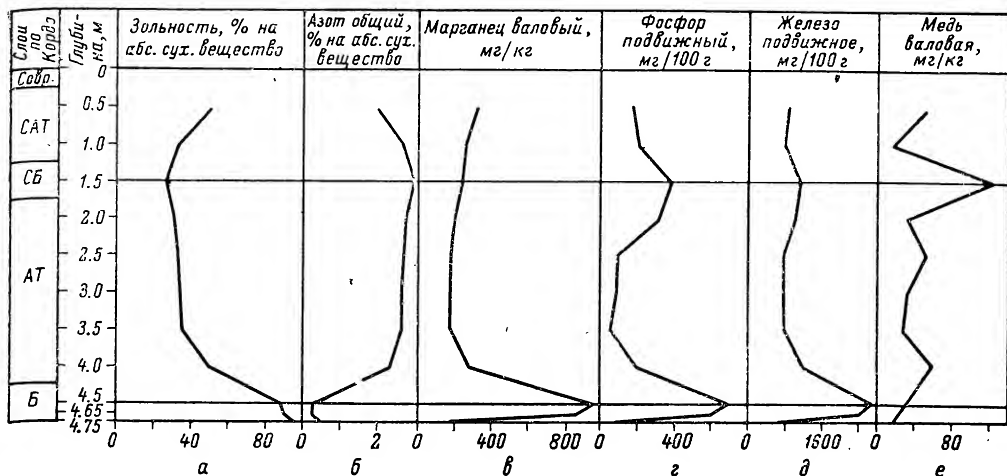


Рис. 3. Зольность и содержание некоторых химических компонентов в отложениях центральной части оз. Белое.

На оси ординат — глубина отбора проб от поверхности отложений, м (каждый отрезок этой оси, равный 0.5 см, соответствует 0.5 м); *по оси абсцисс* — содержание химических компонентов, каждый из которых имеет свою единицу измерения (даны в названии графы).
Отрезок на оси абсцисс, равный 0.5 см, равен: *а* — 20% золы, *б* — 1% N, *в* — 200 мг Mn в 1 кг вещества отложений, *г* — 200 мг P в 100 г вещества отложений, *д* — 800 мг Fe в 100 г вещества отложений, *е* — 40 мг Cu в 1 кг вещества.

ческого вещества, тем больше общего азота. Точность разделения изучаемого разреза на слои подтверждается также характером кривых марганца, железа, фосфора и меди (рис. 3, в—е соответственно). Известно, что железо и марганец инертны в окислительных и восстановительных сероводородных условиях (Перельман, 1968). Накопление этих элементов в бореальных слоях связано с окислительными условиями на дне оз. Белое, в то время как небольшое повышение содержания в суббореальных — с восстановительными сероводородными. Последнее подтверждается также тем, что именно в суббореальном слое оз. Белое имеются максимальные по разрезу количества меди и цинка, осаждающихся на сероводородных барьерах (Перельман, 1968). Круговорот железа в водоемах тесно связан с круговоротом фосфора (Кузнецов, 1970). Фосфор способен вступать в труднорастворимые соединения с железом; гидроокислы железа могут сорбировать фосфор (Перельман, 1968). С этими процессами, очевидно, связан одинаковый характер кривых железа и фосфора в отложениях оз. Белое. Возможно также, что содержание подвижного фосфора в отложениях зависит от количества синезеленых водорослей, так как во многих из них обнаружены полифосфаты (Tischer, 1957; Keck, Stich, 1957).

Суммируя вышеизложенное, в заключение можно сказать следующее.

1. С помощью метода комплексного группового биоанализа Н. В. Кордэ нами установлены шесть основных этапов исторического развития оз. Белое.

2. Показано, что на основе метода Н. В. Кордэ возможно более точное стратиграфическое разделение отложений на слои, чем на основе анализа пыльцы древесной растительности.

3. Получены данные, свидетельствующие в пользу ксеротермии суббореального периода. При более дробном отборе проб суббореального слоя сапропелевых залежей возможно обнаружение новых данных для выяснения характера этого сложного этапа истории растительности и климата в голоцене.

4. Показано, что на разных стадиях существования водоема откладываются сапропели, характеризующиеся не только определенным биологическим составом, но и обладающие определенными химическими свой-

ствами. Биологический анализ, помогая восстановить условия сапропеленакопления на разных стадиях существования водоема, помогает понять закономерности формирования тех или иных свойств сапропеля, от которых зависит направление его использования в народном хозяйстве. Открывается возможность системного подхода на основе схемы Блитта—Сернандера к оценке свойств сапропелей — этого ресурса будущего (Нейштадт, 1969) — для их практического использования.

ЛИТЕРАТУРА

Кордэ Н. В. 1953. Методика биологического анализа донных отложений. В кн.: Методика изучения сапропелевых отложений, I. — 1959а. Значение биологических показателей для изучения сапропелевых отложений и использование этих показателей для целей датировки отложений голоцена. Тр. лабор. сапропел. отложений, VII. — 1959б. О приложении схемы Блитта—Сернандера к стратификации отложений Мышецких озер. Там же. — 1960. Биостратификация и типология русских сапропелей.

Кузнецов С. И. 1970. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность.

Кудряшов В. В. 1924. Основные моменты истории Косинских озер. Тр. Косинской биол. станции, I, 1.

Месяцев И. И. 1924. Ископаемая фауна Косинских озер. Тр. Косинской биол. станции, I, 1.

Нейштадт М. И. 1957. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. — 1969. Полезные ресурсы голоцена. В кн.: Голоцен. К VIII Конгрессу INQUA, Париж.

Пыльцевой анализ. 1950.

Перельман А. И. 1968. Геохимия эпигенетических процессов.

Смирнов Н. Н. 1976. Биологический анализ отложений озер. В кн.: История биогеоценозов СССР в голоцене. М.

Сукачев В. Н. 1904. Предварительный отчет об исследовании болот в окрестностях Бородинской биологической станции в Бологом Новгородской губ. Тр. СПб общ. естествоиспыт. Протоколы заседаний, XXXV, 1. — 1906а. Материалы к изучению болот и торфяников озерной области. Тр. пресноводн. биол. ст. СПб общ. естествоиспыт., II. — 1906б. Материалы к изучению болот и торфяников степной области Южной России. Изв. Лесн. инст., XIV. — 1914. О пограничном горизонте торфяников в связи с вопросом о колебании климата в послеледниковое время. Почвоведение, XVI, 1—2.

Хотинский Н. А. 1977. Голоцен Северной Евразии.

Keck K., H. Stich. 1957. The widespread occurrence of polyphosphate in lower plants. Ann. Bot., 21, 84.

Tischer I. 1957. Zellmorphologische und zellphysiologische Studien an Cyanophyceen. IV. Mitt. Untersuchungen über die granulären Einschlüsse und das Reductions—Oxidations—Vermögen der Cyanophyceen. Arch. Microbiol., 27, 4, 400.

Московский государственный университет. Получено 8 II 1979.

SUMMARY

The present paper deals with specific and group analyses of remains of the algae (*Cyanophycophyta*, *Chrysophycophyta*, *Chlorophycophyta*, *Bacillariophycophyta*), the tree pollen, the tissues of the higher plants, the invertebrate animals. By means of complex biological analysis of successive layers of the lake deposits the author established six periods of the lake development, determined by climate: Preboreal, Boreal, Atlantic, Subboreal, Subatlantic and Modern. The quantity of organic material, certain chemical analyses confirm the results obtained.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018) : 581.55 : 633.2.03

В. Д. Лопатин

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ МЕТОДИКИ БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ЛУГОВ

V. D. LOPATIN. SOME METHODICAL PROBLEMS OF BIOGEOCOENOSICAL STUDIES OF MEADOWS

Даны рекомендации по срокам отбора почвенных проб, показана целесообразность расчета агрохимических данных на единицу объема и учета зимнего периода при определении биологической активности почвы. Приводятся примеры применения метода экоценотических координат и определения относительной конкурентоспособности растений.

Выход в свет книги «Суходольный луг как биогеоценоз» (1978), в которой изложены материалы двенадцатилетних исследований, проведенных под руководством Н. В. Дылиса на Малинской биогеоценологической станции (Московская обл.), несомненно представляет значительный интерес. От подобных работ, которых пока еще очень мало, она отличается публикацией исходных материалов за все годы исследований. Это позволяет получить не только общее, но и совершенно конкретное представление об исследованном биогеоценозе, динамике его растительности, свойствах почвы и других изучавшихся компонентов, а также провести сравнение с материалами наблюдений на других биогеоценологических луговых стационарах. Высоко оценивая указанную работу за обильный конкретный материал и интересные научные выводы, все же хочется сделать ряд методических замечаний.

ТАБЛИЦА 1

Содержание обменного кальция в почве трехщетинниково-разнотравного луга

Глубина, см	$Ca^{\cdot\cdot}$, мг-экв. на	
	100 г	100 см³
0—10	20.1	18.5
10—20	19.1	22.2
20—30	20.1	25.9
30—40	18.1	25.5
50—60	17.3	25.8

По-видимому, авторы не придавали значения срокам отбора проб почвы, так как они ни в тексте, ни в табл. 2 не указаны. Между тем это весьма существенно. Пробы надо отбирать ранней весной или в крайнем случае поздно осенью. Только в эти сроки агрохимические показатели наиболее верно отражают истинное плодородие почвы (Лопатин, 1977, с. 20—21). Кроме того, данные почвенных, да и микробиологических анализов следует приводить не на единицу веса (100 г, 1 г), а рассчитывать на единицу объема (100 см³, 1 см³). Для растительности важны концентрация тех или иных веществ и их запас в корнеобитаемом слое почвы, что возможно показать только при учете объемного веса. Последний в почве изучаемого луга колеблется от 0.92 до 1.65 (табл. 3, с. 12). Из табл. 1 настоящей статьи видно, что при пересчете кальция на единицу объема, его концентрация не уменьшается с глубиной, как следует из данных, приведенных в книге, а увеличивается. О необходимости

пересмотра общепринятых способов выражения данных почвенных анализов пишут И. Н. Скрынникова (1977) и М. Н. Яковлева (1977).

Авторы не обосновывают глубины отбора проб почвы. Между тем в почве имеются довольно четко выраженные биогеогоризонты — дернина, слои массового и единичного распространения живых корней. Конечно, пробы можно отбирать чаще, но анализировать материал надо по биогеогоризонтам или по генетическим горизонтам почвы.

Изучение биологической активности почвы, определяемой по разложению клетчатки, следует проводить и в зимний период. Скорость разложения клетчатки зимой более точно отражает эффективное плодородие почвы. Так, например, в дерново-подзолистой почве высокопродуктивного луга с господством овсяницы луговой и низинной торфяной почве малоурожайного черноосочника разложение клетчатки летом в среднем за месяц было одинаково — 20.5 и 20.7%, а зимой соответственно — 13.8 и 0.5% (Лопатин, 1977, с. 28). Благодаря включению в исследование зимнего периода, эти почвы в среднем за месяц в течение года имели существенные различия — 16.6 и 7.3%, которые соответствовали разнице их урожайности 30 и 9 ц/га сена (Лопатин, 1977, с. 26).

Для оценки обеспеченности почвы влагой недостаточно приводить цифры количества осадков или влажности почвы. В первом случае необходимо иметь данные по испаряемости. Их сопоставление за вегетационный период даст возможность приближенно судить о степени обеспеченности растительности водой. Для более точной оценки лучше вычислять дифференцированные по срокам (например, по декадам) и за весь летний сезон коэффициенты увлажнения или коэффициенты засушливости (Лопатин, 1971). Последние дают количественную оценку условий увлажнения с учетом распределения осадков во времени. Динамика изменения влажности почвы, как это показано в табл. 13, мало о чем говорит. Необходимо для оценки приведенных цифр иметь гидрологические константы почвы и по ним вычисленную влажность по категориям доступности воды для растений (Роде, 1952).

О разногодичной изменчивости растительности лугов, ее величине и направлении наглядное представление дает метод экоценотических координат (Лопатин, Зайкова, 1966, 1972), не использованный авторами книги при анализе материала. Поскольку в этих работах приводятся не все виды, имеющиеся в книге «Суходольный луг как биогеоценоз», даем дополнительно принадлежность к той или иной экогруппе некоторых растений, произрастающих на территории Московской обл.: *Agrostis stolonifera* L. — эгМ, *Festuca rubra* L. — пМ, *Alchemilla vulgaris* s. l. — пМ, *Anthriscus sylvestris* L. — эМ, *Glechoma hederacea* L. — эМ, *Lysimachia nummularia* L. — эМ, *Potentilla erecta* (L.) Räusch. — ПМ, *Trisetum flavescens* (L.) P. B. — эпМ. Множители экогруппы следующие

$$\text{пМ} = +\frac{y}{4}, \ \text{эМ} = +\frac{x}{4}, \ \text{эгМ} = +\frac{x}{4} - \frac{y}{4}, \ \text{ПМ} = +\frac{y}{2}, \ \text{эпМ} = +\frac{x}{4} + \frac{y}{4}.$$

Из рисунка, составленного по материалам книги «Суходольный луг как биогеоценоз», хорошо виден флуктуационный характер изменчивости косимого луга и сукцессионный — некосимого. Об этом же свидетельствует и величина изменчивости. Некосимый луг за 11 лет «прошел» расстояние, в 4 раза бо́льшее, чем косимый, а экологический состав его растительности стал более мезофильным и требовательным к богатству почвы. Характер кривой изменчивости некосимого луга весьма близок к таковой, полученной при внесении удобрений и построенной по материалам наблюдений Т. А. Работнова на пойменном лугу в Московской обл. (Лопатин, 1967), и на некоторых других лугах, в том числе сеяных (Лопатин, 1973).

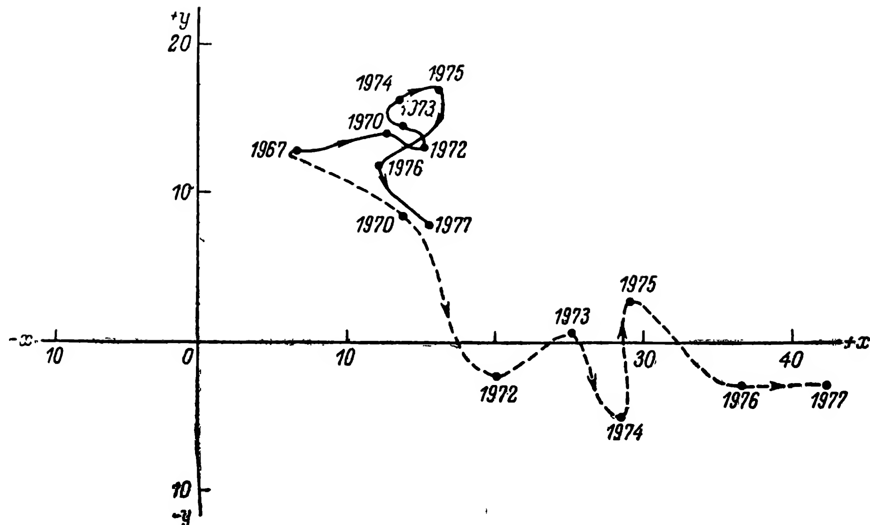
Представляет интерес и применение методики определения относительной конкурентоспособности (Лопатин, 1973) для сравнения ее изменения при отсутствии сенокошения. Как видно из табл. 2 настоящей статьи (последняя графа), на некосимом лугу по сравнению с косимым резко

ТАБЛИЦА 2

Распределение растений косимого и некосимого лугов по относительной конкурентоспособности (по материалам наблюдений 1967—1977 гг., опубликованным в кн. «Суходольный луг как биогеоценоз», 1978)

Вид	Косимый луг								Некосимый луг								Разность мест
	обилие * за последний год		сумма обилий за последние 5 лет		разность обилий (последний год минус первый)		сумма мест	место	обилие за последний год		сумма обилий за последние 5 лет		разность обилий (последний год минус первый)		сумма мест	место	
	величина	место	величина	место	величина	место			величина	место	величина	место	величина	место			
Taraxacum officinale Web.	9.0	5	62.5	2	—3.6	10	17	5	0	14	5.2	9	—12.6	12	35	12	—7
Alchemilla vulgaris s. l.	20.4	2	58.1	3	11.6	2	7	1	0.2	8	11.0	6	—8.6	10	24	8	—7
Ranunculus acris L.	0.9	9	1.7	13	0.1	6	28	9	0	14	0.2	14	—0.8	7	35	13	—4
Trisetum flavescens (L.) P. B.	24.2	1	223.0	1	—3.6	10	12	3	1.8	3	39.9	3	—26.0	13	19	5	—2
Trifolium pratense L., *T. repens* L., *T. hybridum* L.	0	14	7.6	10	—12.2	13	37	13	0	14	0.4	13	—12.2	11	38	14	—1
Geum rivale L.	5.4	6	6.4	11	4.7	4	21	7	0.4	7	5.8	8	—0.3	5	20	7	0
Phleum pratense L.	0	14	13.0	7	—2.1	8	29	11	0	14	8.5	7	—2.1	8	29	10	+1
Dactylis glomerata L.	17.2	3	30.4	4	14.1	1	8	2	74.6	1	265.4	1	71.5	1	3	1	+1
Alopecurus pratensis L.	14.9	4	18.5	5	11.5	3	12	4	15.0	2	83.3	2	11.6	2	6	2	+2
Latyrus pratensis L., *Vicia cracca* L., *V. sepium* L.	0.2	11	15.5	6	—4.8	12	29	12	0.9	6	2.4	12	—4.1	9	27	9	+3
Agropyron repens (L.) P. B.	0	14	0	14	0	14 **	42	14	0	14	28.3	4	0	14 **	32	11	+3
Festuca pratensis Huds.	1.7	8	9.4	8	1.2	5	21	6	1.5	4	5.0	10	1.0	4	18	3	+3
Veronica chamaedrys L.	2.6	7	8.4	9	—2.5	9	25	8	1.5	4	3.7	11	1.4	3	18	4	+4
Poa pratensis L.	0.3	10	3.9	12	—0.7	7	29	10	0.2	8	15.1	5	—0.8	7	20	6	+4

* Обилие вида (в %) от веса пробного укоса.
** Данный вид в первый и последний год отсутствовал, поэтому поставлен на последнее место.



Изменение местоположения косимого и некосимого вариантов луга в системе экоценотических рядов по наблюдениям на Малинской биогеоценологической станции.

Точками показаны местоположения лугов в рядах с 1967 по 1977 гг. *Сплошная линия* соединяет местоположения косимого луга, *штриховая* — некосимого луга; *цифры на осях* показывают размах изменения местоположений лугов; *цифры на графике* — годы наблюдений.

уменьшается конкурентоспособность *Alchemilla vulgaris* s. l. и *Taraxacum officinale*, менее резко — у *Ranunculus acris* и *Trisetum flavescens*. Увеличивается конкурентоспособность ряда растений, в том числе *Poa pratensis*, *Agropyron repens*, *Dactylis glomerata*, *Alopecurus pratensis*, т. е. у растений, более требовательных к увлажнению и богатству почвы.

Выводы авторов рассматриваемой здесь книги в общем не противоречат тем, которые получены с применением методов координат и определения относительной конкурентоспособности, но эти методы позволяют их дополнить и более наглядно представить материалы исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Лопатин В. Д. (1967). Сравнение разных методов определения изменчивости растительности лугов. Бот. ж., 52, 7. — Лопатин В. Д. (1971). Типы режимов влажности почвы в оценке их растительностью. В кн.: Почвы Карелии и пути повышения их плодородия. Петрозаводск. — Лопатин В. Д. (1973). Определение относительной конкурентоспособности растений и ее изменение на сеяных лугах и под воздействием удобрений. Бот. ж., 58, 6. — Лопатин В. Д. (1977). Закономерности распределения количественных показателей луговых биогеоценозов в экоценотических рядах. В кн.: Закономерности развития и взаимосвязей луговых биогеоценозов. Петрозаводск. — Лопатин В. Д., В. А. Зайкова. (1966). Анализ изменчивости лугов и прогноз эффективности удобрений на основе принципа эколого-фитоценотических рядов В. Н. Сукачева. Бот. ж., 51, 3. — Лопатин В. Д., В. А. Зайкова. (1972). Метод определения координат в системе эколого-фитоценотических рядов и использование его при изучении лугов. В кн.: Применение количественных методов при изучении структуры фитоценоза. М. — Роде А. А. (1952). Почвенная влага. — Скрынникова И. Н. (1977). Некоторые особенности торфяно-глеевых почв и способы обработки аналитических материалов. Тез. докл. V съезда Всес. общ. почвоведов, 7. Минск. — Суходольный луг как биогеоценоз. (1978). Ред. Н. В. Дылис. — Яковлева М. Н. (1977). О некоторых приемах выражения данных зольного анализа растений. В кн.: Геохимия ландшафтов и борьба с загрязнением природной среды. М.

Институт биологии
Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 29 I 1979.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.392.2

Н. С. Снигиревская

НАХОДКА НОВОГО ИСКОПАЕМОГО РОДА ИЗОЭТОВЫХ В РАННЕТРИАСОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

N. S. SNIGIREVSKAYA. A NEW FOSSIL GENUS OF *ISOËTOPSIDA* IN THE EARLY TRIASSIC OF EAST SIBERIA

Takhtajanodoxa mirabilis Snig. gen. et sp. nov. связывает между собой древовидные лепидодендроновые карбона и современные изоэтовые, сочетая признаки обоих порядков. Эволюция ангарских плауновидных в позднем палеозое шла по линии утраты древовидного облика с постепенной редукцией стебля и подземных органов и развитием глоссоподия.

В процессе геологической съемки, проводимой в 1968 г. Всесоюзным аэрогеологическим трестом в Эвенкийском национальном округе близ пос. Амо (Кислокан), геологом Л. И. Исаевой были обнаружены в береговых обнажениях округлые окаменелости, условно названные «шишками». В 1969 г. они были переданы автору статьи для исследования. В 1969—1971 гг. был получен обширный дополнительный материал (сборы автора, а также геологов А. А. Боручинкиной, Ш. Д. Макаровой, Е. К. Обоницкой, Г. Н. Садовникова, А. П. Степанова и В. А. Юон). Детальное анатомическое исследование «шишек» показало, что они являются частями растений, принадлежащих новому роду изоэтовых.

Takhtajanodoxa gen. nov. (см. рисунок)

Растение травянистое, многолетнее, 3—40 см высотой, 3—20 см в диаметре, состоит из широкой радиально-симметричной оси, соответствующей стеблю, иногда вильчато-разветвленному, густо покрытому спирально расположенными листьями, и ризофора, от которого корни отходят также в спиральном порядке. Листья многочисленные, цельные, с одной жилкой, расчленены на сегменты: сильно вздутый базальный и линейный, плоский, иногда плойчатый, дистальный. На адаксиальной стороне базального сегмента несколько выше его основания располагается лигула; имеется сложнодифференцированный крупный глоссоподий. Мегаспорангии крупные, сидящие редко на оси (?) растения в пазухе листьев, с многочисленными мегаспорами, 300—450 мкм в диаметре, с крупным трехлучевым тетрадным рубцом, узкой экваториальной оторочкой и шиповатой поверхностью перины; микроспоры не обнаружены. Проводящая система стебля — эвстела с цилиндрической ксилемой, рассеченной сетью листовых лакун, с большой полой сердцевиной и вторичной ксилемой мощностью до 0.5 см. Широкая кора сложно дифференцирована. Имеется переходная зона от стебля к ризофору, в которой постепенно исчезают сердцевина, листовые лакуны и образуется экзархная (?) протостела; мощность вторичной ксилемы в области ризофора возрастает до 1.8 см в диаметре. Нижний конец ризофора имеет характерную конусовидную форму и лишен корней. Ксилема оси и листьев состоит из лестничных трахеид с фибриллами.

Тип рода: *Takhtajanodoxa mirabilis* sp. nov.

Голотип: образец № 39 в коллекции № 866, БИН, собранной





Takhtajanodoxa mirabilis Snig. gen. et sp. nov.

1 — участок продольного среза через олиственный стебель (×2), видны листья с крупным глоссоподием внутри, над ним *стрелкой* указана лигула (обр. 39/866); *2* — поперечный срез стебля с эксцентрически расположенной ксилемой, полой внутренней корой, многочисленными листьями, срезанными на разных уровнях (обр. 31/866). Нат. вел.

Л. И. Исаевой в 1968 г. Хранится в лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде.

Местонахождение. Восточная Сибирь, Красноярский край, Эвенкийский национальный округ, Илимпийский район, правый берег р. Нижней Тунгуски, в 2 км ниже пос. Амо (Кислокан) по течению реки, против оконечности песчаного острова близ устья ручья.

Возраст. Новый род встречен в нижней части толщи слоистых туфогенных пород, выделяемой большинством геологов в тутончанскую свиту корвунчанской серии, возраст которой определяется обычно как раннетриасовый (Могучева, 1973).

Новый род демонстрирует одну из линий эволюции травянистых плауновидных, уходящую корнями в группу каменноугольных лепидодендроновых и связанную с современными изоэтовыми. Развитие глоссоподия, по-видимому, сыграло важную роль в эволюции ангарских плауновидных в позднем палеозое и коррелятивно связано с утратой древовидного облика, которая сопровождалась специализацией проводящей системы оси с сопутствующей редукцией как стебля, так и подземных органов, сведенных до небольшого конусовидного ризофора. Этим, очевидно, и объясняется отсутствие отпечатков стигмарий в ангарских флорах. Кажется вполне убедительным, что так называемый «подлистовой пузырь» (Мейен, 1974), известный у многих ангарских плауновидных карбона, является ничем иным как глоссоподием.

Автор благодарит А. А. Боручинкину и И. Н. Сребродольскую за содействие в процессе подготовки статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Мейен С. В. (1974). Морфология вегетативного побега ангарских каменноугольных лепидофитов. Палеонт. ж., 3. — Могучева Н. К. (1973). Раннетриасовая флора Тунгусского бассейна.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 IX 1979.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.174.1 : 582.251.72

Г. М. Воскобойников, Т. И. Ананьева, Н. Н. Верзилин

ИЗМЕНЕНИЕ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ХЛОРОПЛАСТОВ И ПИГМЕНТНОГО СОСТАВА *EUGLENA GRACILIS* ПРИ ДЛИТЕЛЬНОМ УГЛЕРОДНОМ ГОЛОДАНИИ

G. M. VOSKOBOYNIKOV, T. I. ANANYEVA, N. N. VERZILIN. CHANGES IN CHLOROPLAST ULTRASTRUCTURE AND PIGMENT COMPOSITION OF *EUGLENA GRACILIS* DURING PROLONGED CARBON STARVATION

В процессе длительного пребывания в темноте на минеральной питательной среде (углеродное голодание) в хлоропластах клеток *Euglena gracilis* наблюдаются значительные структурные изменения: происходит постепенная дезорганизация ламеллярной структуры, уменьшается число ламелл на единицу площади, матрикс просветляется; в хлоропластах появляются вакуоли, которые постепенно укрупняются и образуют обширные вакуолярные зоны. Пиреноид исчезает. Происходит постепенная феофитинизация хлорофилла.

Для исследования механизмов фотосинтеза, путей образования пигментов, изменений структуры хлоропласта при переходе от света к темноте и обратно широко используется одноклеточная водоросль *Euglena* (Schiff, 1962; Ben-Shaul et al., 1964, 1965; Stern, Epstein et al., 1964; Stern, Schiff et al., 1964; Klein et al., 1972).

Известно, что длительное культивирование эвглены в темноте на органических средах приводит к постепенному обесцвечиванию водорослей. При этом хлорофилл в клетках эвглены феофитинизируется, а хлоропласт переходит в состояние пропластиды. В случае отсутствия в питательной среде усвояемых органических соединений (среда «покоя», при нахождении в которой клетки эвглены не делятся) выдерживание водорослей в течение шести суток в темноте не вызывает изменений в структуре хлоропластов (Ben-Shaul et al., 1965; Salvador et al., 1971; Klein et al., 1972). Исследованиями А. А. Шлыка и др. (1967) показано, что снижение уровня хлорофилла при затемнении *Euglena gracilis* сопровождается прижизненным накоплением феофитина с сохранением почти постоянного суммарного количества обоих пигментов.

Целью настоящего исследования являлось изучение влияния длительной темноты на структуру хлоропластов и пигментный состав *Euglena gracilis* при ее инкубировании на минеральной среде (углеродное голодание).

Методика

E. gracilis штамм Z выращивалась на световой установке в сосудах ИФРа на среде Крамера и Майерса (Cramer, Myers, 1952) без цитрата Na (pH=7.0) при круглосуточном освещении и непрерывном барботировании суспензии водорослей воздухом с 5%-м содержанием CO_2. Затем водоросли центрифугировали, ресуспендировали в свежем питательном растворе и помещали в темноту. В процессе пребывания водорослей в темноте суспензия непрерывно аэрировалась продуванием воздуха.

Для электронномикроскопического исследования материал фиксировали в течение 30 мин в 1% OsO_4 на фосфатном буфере pH=7.2 тоничностью

40 м/осм, дегидратировали в спиртах возрастающей концентрации и ацетоне и заливали в аралдит. Срезы, полученные на ультрамикротоме LKB-3, контрастировали цитратом свинца и просматривали в электронном микроскопе.

Пигменты извлекали ацетоном, затем переводили их в серный эфир. Кривые поглощения снимали на спектрофотометре СФ-10, содержание хлорофилла «а» и b» и феофитина «а» рассчитывали по формулам (Wettstein, 1957).

Результаты и обсуждение

Электронномикроскопическое исследование *E. gracilis*, растущей на свету, показало, что ультраструктура хлоропластов клеток водорослей не отличается от уже описанной в литературе (Leedale, 1967; Guttman, 1971; Klein et al., 1972; Воскобойников и др., 1974).

На срезе клетки эвглены насчитывается от одного до шести дискоидальных и удлиненных хлоропластов, ламеллярная система которых представлена упорядоченными комплексами, состоящими чаще всего из трех плотноупакованных тилакоидов (рис. 1, *а*, *б*, — см. вклейку). Ламеллярные комплексы состоят из четырех мембран. Внутренние мембраны каждого ламеллярного комплекса более электронноплотные, чем внешние (рис. 1, *б*). По-видимому, ламеллярные комплексы хлоропластов *E. gracilis* образуются в результате слияния трех тилакоидов (Klein et al., 1972). В ряде хлоропластов отмечается присутствие пиреноида, окруженного гранулами парамилона (рис. 1, *в*).

При электронномикроскопическом исследовании клеток водорослей, находящихся в течение 20 суток в темноте, обнаруживается нарушение упорядоченности в расположении ламелл. Во многих хлоропластах происходит набухание тилакоидов (рис. 2, *а* — см. вклейку). В клетках встречаются хлоропласты, заключенные в автофагические вакуоли. Ламеллы таких хлоропластов образуют причудливые конфигурации, наружная мембрана большинства их разрушена, матрикс электроннопрозрачный (рис. 2, *б*).

При нахождении клеток эвглены в темноте в ее хлоропластах появляются вакуоли, количество которых со временем увеличивается, а размер их возрастает (рис. 2, *а*; 3, *а*; 4, *а* — см. вклейки). В процессе голодания исчезает пиреноид в хлоропластах эвглены, что согласуется с литературными данными (Андреева, Седова, 1955; Седова, 1966).

После 30 суток углеродного голодания наблюдается резкое по сравнению с предыдущими сроками эксперимента уменьшение числа ламелл на единицу площади хлоропласта (рис. 3, *а*); в нем появляются закрученные мембранные структуры (рис. 3, *б*).

На 45-е сутки эксперимента отмечается полная потеря упорядоченности в расположении ламелл хлоропластов. Ламеллы большинства хлоропластов, изгибаясь, переходят из одной группы в другую, часто образуя прерывистые пачки, по внешнему виду подобные гранам хлоропластов (рис. 4, *б*). В хлоропластах содержатся крупные вакуоли, матрикс обладает меньшей электронной плотностью, чем в предыдущие сроки опыта (рис. 4, *а*).

При исследовании пигментного состава эвглены уже на 9-е сутки эксперимента обнаружены значительное уменьшение содержания хлорофилла «а» и его частичная феофитинизация. В дальнейшем наблюдается постепенный переход хлорофилла «а» в феофитин, причем суммарное количество обоих пигментов сохраняется постоянным (см. таблицу). Через месяц от начала опыта хлорофилл «а» полностью феофитинизируется. Хлорофилл «b», содержащийся в *E. gracilis* в незначительных количествах, разрушается еще раньше.

Прижизненное накопление феофитина наблюдалось и другими исследователями у темновых культур эвглены, инкубируемых на средах с органическим источником углерода и без него (Greenblatt, Schiff, 1959; Ben-Shaul et al., 1965; Шлык и др., 1967). Однако в наших экспериментах прижизненное образование феофитина, по-видимому, сочетается с постмортальным, поскольку в процессе длительного голодания происходит по-

Содержание пигментов в клетках *Euglena gracilis* при углеродном голодании (мг/л суспензии) (приводятся средние значения и их доверительные интервалы для уровня значимости 0.05)

Дни от начала опыта	Хлорофилл «a»	Хлорофилл «b»	Феофитин «a»	Хлорофилл «a» + + феофитин «a»
0	61.6±1.8	11.7±0.3	7.0±0.5	68.6
9	25.0±0.8	1.0±0.1	43.7±0.3	68.7
21	4.4±0.1	0	64.4±0.1	68.8
33	0	0	71.9±0.3	71.9
43	0	0	74.0±0.7	74.0

степенное увеличение количества мертвых клеток и фрагментов клеток в суспензии (Воскобойников и др., 1974), а определение пигментов производилось в общей биомассе водорослей.

Феофитинизацию хлорофилла у *E. gracilis* var. *bacillaris* наблюдали также при воздействии антибиотиков (Wolken, 1956; Ben-Shaul, Ophir, 1970), ингибиторов метаболизма (Greenblatt, Sharpless, 1959), высокой температуры, а также при дефиците Mg и других элементов минерального питания (Wolken, 1956). Феномен феофитинизации хлорофилла в указанных случаях вызывается накоплением кислых метаболитов внутри клетки и снижением внутриклеточного pH.

ЛИТЕРАТУРА

Андреева В. М., Т. В. Седова. (1965). Об изменчивости систематических признаков зеленых одноклеточных водорослей в условиях культуры. I. Исчезновение пиреноида. Бот. ж., 50, 7. — Воскобойников Г. М., Т. И. Ананьева, В. Ф. Машанский, Н. Н. Верзилин, В. В. Пиневич. (1974). Сравнительное исследование морфофункциональных изменений *Euglena gracilis*, находящейся в условиях длительной темноты. В кн.: Электронная микроскопия в ботанических исследованиях. Петрозаводск. — Седова Т. В. (1966). Пиреноид, его строение и функции. Бот. ж., 51, 9. — Шлык А. А., А. А. Баранов, М. Д. Махтюк, Э. Н. Русак. (1967). Избирательная феофитинизация новых молекул хлорофилла в клетках эвглены. Биохимия, 32, 1. — Ben-Shaul Y., H. T. Epstein, J. A. Schiff. (1965). Studies of chloroplast development in *Euglena*. 10. The return of the chloroplast to the proplastid condition during dark adaptation. Canad. J. Bot., 43, 1. — Ben-Shaul Y., I. Ophir. (1970). Structural and developmental aspects of cycloheximide effects on the chloroplasts of *Euglena gracilis*. Canad. J. Bot., 48, 5. — Ben-Shaul Y., J. A. Schiff, H. T. Epstein. (1964). Studies of chloroplast development in *Euglena*. VII. Fine structure of the developing plastid. Plant Physiol., 39, 2. — Cramer M., J. Myers. (1952). Growth and photosynthetic characteristics of *Euglena gracilis*. Arch. Mikrobiol., 17, 3. — Greenblatt C. L., N. E. Sharpless. (1959). Effects of some metabolic inhibitors on the pigments of *Euglena gracilis* in an acidic medium. J. Protozool., 6, 3. — Greenblatt C. L., J. A. Schiff. (1959). A pheophytin-like pigment in dark-adapted *Euglena gracilis*. J. Protozool., 6, 1. — Guttman H. N. (1971). Internal cellular details of *Euglena gracilis* visualized by scanning electron microscopy. Science, 171, 3968. — Klein S., J. A. Schiff, A. W. Holowinsky. (1972). Events surrounding the early development of *Euglena* chloroplasts. II. Normal development of fine structure and the consequences of preillumination. Develop. Biol., 28, 1. — Leedale G. F. (1967). Euglenoid flagellates. Prentice-Hall, Englewood Cliffs. — Salvador G., M. Lefort-Tran, V. Nigon, F. Jourdan. (1971). Structure et évolution du corps prolamellaires dans les proplastes d'*Euglena gracilis*. Exp. Cell Res., 64, 2. — Schiff J. A. (1962). Oxygen exchange by *Euglena* cells undergoing chloroplast development. Carn. Inst. Wash., Year Book, 62. — Stern A. I., H. T. Epstein, J. A. Schiff. (1964). Studies of chloroplast development in *Euglena*. VI. Light intensity as a controlling factor in development. Plant Physiol., 39, 2. — Stern A. I., J. A. Schiff, H. T. Epstein. (1964). Studies of chloroplast development in *Euglena*. V. Pigment biosynthesis, photosynthetic oxygen evolution and carbon dioxide fixation during chloroplast development. Plant Physiol., 39, 2. — Wettstein D. (1957). Chlorophyll-letale und der submicroscopische Formwechsel der plastiden. Exp. Cell Res., 12, 3. — Wolken J. J. (1956). A molecular morphology of *Euglena gracilis* var. *bacillaris*. J. Protozool., 3, 2.

Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР,
Владивосток,
Ленинградский государственный университет.

Получено 4 XII 1978.

УДК 581.9 (470.331)

В. Г. Малышева

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО АДВЕНТИВНОЙ ФЛОРЕ КАЛИНИНСКОЙ ОБЛАСТИ

V. G. MALYSHEVA. NEW DATA ON ADVENTIVE FLORA OF KALININ DISTRICT

Сообщается о нахождении новых адвентивных растений на территории Калининской обл. с указанием места и даты сбора. Список включает 30 видовых названий.

В последние десятилетия в связи с развитием железнодорожного и автодорожного сообщений и активизацией хозяйственных связей с другими республиками СССР и с зарубежными странами резко увеличилась возможность случайного заноса адвентивных растений. Они начинают играть все большую роль в составе местных флор, ибо, как указывает в своей работе Ч. Элтон (1960, с. 161), «когда где-либо появляются новые виды и расселяются, то даже если их распространение не носит характера „взрыва“, они могут предвещать изменения в соотношениях популяций».

Нами в результате флористического обследования области в летне-осенний период 1978 г. было собрано много адвентивных растений, в том числе и таких, которые не указывались для территории Калининской обл. во флористической литературе (Невский, 1947, 1952; Маевский, 1964). Ниже мы приводим список адвентивных растений, обнаруженных на территории нашей области впервые. Гербарные экземпляры, подтверждающие находки этих видов, хранятся на кафедре ботаники Калининского государственного университета.

Acroptilon repens (L.) DC. — окр. г. Кимры, на ж.-д. насыпи у ст. Савелово, 11 VII 1978, колония площадью около 10 $м^2$ в стадии бутонизации; ст. Сонково, пустырь рядом с железной дорогой, 13 VII 1978, 3 экземпляра с бутонами; ст. Лазурная, край ж. д. полотна, 10 IX 1978, около десятка растений как в стадии однолетних розеток, так и с бутонами.

Карантинный корнеотпрысковый сорняк родом из Средней Азии распространен теперь в СССР также в южных областях РСФСР, на юге Украины и в Казахской ССР (Сорные растения СССР, 1934). Изредка заносится в лесные зоны: в Костромскую обл. (Белозеров, 1966) и в Латвийскую ССР (Шулц, 1977) и др.

Ambrosia artemisifolia L. — окр. г. Калинина, на ж.-д. полотне у ст. Пролетарка, 25 IX 1978, 3 экземпляра с цветками.

Карантинный сорняк из Америки, на территории СССР впервые обнаружен в 1918 г. близ г. Ставрополя (Вялых и др., 1976). Сейчас широко распространился в Ставропольском и Краснодарском краях и на Украине (Безрученко, Чукарин, 1956). Известен как адвентивное растение и в таежной зоне, например в районе Риги (Шулц, 1977), Удмуртии (Гусев, 1977), Ленинградской (Гусев, 1968; Цвелев, 1977) и Московской (Октябрева, Чичев, 1977) областях.

Calystegia inflata Sweet — культивируемое в области декоративное растение, наблюдаемое во многих населенных пунктах: Калинине, Ржеве, Старице, Торжке, Кувшинове, Осташкове, Андреаполе, Торопце, Оленине и Лихославле на пустырях и свалках.

Вид, распространенный в Северной Америке, Новой Зеландии, Австралии, Китае, а на территории СССР — на юге Забайкалья и Дальнем Востоке. В Подмосковье *C. inflata* с 40-х годов текущего столетия широко распространилась на различных рудеральных местообитаниях (Скворцов, 1973б); он же указывает ее для Смоленской, Калужской и Ярославской областей.

Cannabis ruderalis Janisch. — г. Калинин, на газоне, 5 IX 1978, 3 экземпляра с цветками; ст. Редкино, ж.-д. полотно, 10 IX 1978, 2 экземпляра с цветками; ст. Ржев, ж.-д. полотно, 25 VII 1977, одно цветущее растение.

Азиатский сорный вид, очень характерный для Западной Сибири,

откуда проник в среднее и нижнее Поволжье и на Украину (Районы распространения важнейших сорных растений в СССР, 1935).

Cardaminopsis arenosa (L). Hayek — ст. Оленино, на ж.-д. насыпи, 19 VII 1978, десятки цветущих и плодоносящих растений.

Это преимущественно среднеевропейский вид, нередкий на западе европейской части СССР (Флора Ленинградской области, 1957), отмеченный также в Московской обл. (Маевский, 1964).

Chenopodium hybridum L. — г. Торжок, на газоне, 4 VII 1978, несколько зацветающих растений. Определил Ю. Д. Гусев.

На территории средней полосы европейской части СССР этот вид распространен в основном в южных районах, к северу становится значительно более редким.

Collomia linearis Nutt. — ст. Торжок, на ж.-д. полотне, 4 VII 1978, колония цветущих растений площадью около 10 м²; между станциями Торжок и Кувшиново, на ж.-д. путях, 24 VII 1978, около десятка цветущих растений. Определил Ю. Д. Гусев.

Американский вид, приводимый нами впервые для территории средней полосы европейской части СССР. Впервые в нашей стране был обнаружен одичалым в 1939 г. И. А. Линчевским в ботаническом саду в г. Душанбе. Затем в 1943, 1945 и 1946 гг. был найден в нескольких пунктах Южно-Уральского заповедника (Васильев, 1953). Сравнительно недавно обнаружен также в Удмуртии (Ефимова, Туганаев, 1964) и в Пермской обл. (Овеснов, Шилова, 1975).

Eruca sativa Lam. — ст. Калинин, на ж.-д. полотне, 29 VI 1978, 5 экземпляров с цветками; ст. Лихославль, ж.-д. полотно, 3 VII 1978, около десятка цветущих и вегетирующих растений; ст. Торжок, ж.-д. полотно, 4 VII 1978, 15 цветущих растений; ст. Бологое, ж.-д. полотно, 7 VII 1978, около десятка цветущих растений; ст. Сонково, ж.-д. полотно, 13 VII 1978, 5 экземпляров с цветками; ст. Ржев, ж.-д. полотно, 18 VII 1978, 10 цветущих растений.

Средиземноморский вид, изредка культивируемый; во «Флоре» Маевского приводится только для Саратовской и Волгоградской областей. Сейчас он, по-видимому, распространен гораздо шире, о чем свидетельствуют неоднократные находки его в Ленинградской обл. (Цвелев, 1977; Гусев, 1978), Латвии (Шулц, 1976) и Эстонии (Kuusk, 1973).

Erucastrum armoracioides (Czern.) Cruchet — ст. Нелидово, на ж.-д. полотне, 20 VII 1978, большая группа растений как в цветущем состоянии, так и в виде однолетних розеток.

Степное растение, распространенное преимущественно в черноземной зоне европейской части СССР, по путям сообщения нередко заносится в более северные районы. Ближайшие к Калининской обл. местонахождения этого вида (также результат заносов) находятся в Московской (Маевский, 1964) и Ленинградской (Гусев, 1971) областях.

Erucastrum gallicum (Willd.) O. E. Schulz — ст. Конаково, на ж.-д. полотне, 10 VII 1978, один экземпляр с цветками и плодами; ст. Савелово, на ж.-д. насыпи, 11 VII 1978, группа цветущих и плодоносящих растений.

Западноевропейский вид, постепенно расселяющийся к востоку. В последнее время обнаружен в областях: Кировской (Гусев, 1976), Московской (Гербарий БИН АН СССР, сбор Ю. Д. Гусева 6 IX 1971 г. в Москве у ст. Тушино) и в Удмуртии (Гусев, 1977).

Erysimum canescens Roth — ст. Кувшиново, на ж.-д. насыпи, 5 VII 1978, 5 экземпляров с цветками и плодами.

Обычный в степной зоне СССР вид, нередко заносится в более северные районы. Ближайшие к нашему местонахождения — в Московской обл. (Скворцов, 1973а) и Риге (Шулц, 1977).

Euphorbia uralensis Fisch. ex Link — ст. Торжок, на ж.-д. насыпи, 4 VII 1978, колония цветущих и плодоносящих растений; окр. г. Кимры, на ж.-д. насыпи у ст. Савелово, 11 VII 1978, колония цветущих растений; ст. Ржев, ж.-д. насыпь, 18 VII 1978, группа цветущих растений; ст. Осташков, ж.-д. насыпь, 6 VII 1978, группа растений с цветками и плодами.

На территории европейской части СССР этот вид распространен преимущественно в южных областях. Ближайшее к нашему местонахождение *E. uralensis* имеется в Московской обл. (Определитель растений Московской области, 1966).

Glaucium corniculatum (L.) Curt. — ст. Лазурная, ж.-д. насыпь, 10 IX 1978, 5 экземпляров с цветками и плодами.

Рудеральный и сегетальный сорняк юга европейской части СССР, Кавказа и Средней Азии. На северо-западе европейской части СССР отмечен только в Латвии и Эстонии.

Clycine hispida (Moench) Maxim. — окр. Калинина, на ж.-д. путях у ст. Пролетарка, 25 IX 1978, 3 экземпляра в вегетативном состоянии; ст. Лазурная, ж.-д. полотно, 10 IX 1978, два вегетирующих растения.

Азиатский вид, культивируемый на Дальнем Востоке, на Кавказе, а также на юге европейской части СССР, в средней полосе европейской части СССР до настоящего времени был известен только в культуре.

Hirschfeldia incana (L.) Lagr.-Foss. — ст. Лазурная, ж.-д. насыпь, 10 IX 1978, один цветущий экземпляр; ст. Редкино, ж.-д. полотно, 10 IX 1978, 3 экземпляра с цветками и незрелыми плодами; окр. г. Калинина, на ж.-д. путях у ст. Дорошиха, 19 IX 1978 и у ст. Пролетарка, 25 IX 1978, одиночные цветущие растения. Определил Ю. Д. Гусев.

Средиземноморский вид, приводился во «Флоре СССР» (1939, VIII) только для Крыма и Кавказа, и лишь в недавнее время он обнаружен в качестве адвентивного растения на территории г. Риги (Шулц, 1977) и в Ленинградской обл. (Цвелев, 1977; Гусев, 1978).

Lappula patula (Lehm.) Aschers. — ст. Торжок, на ж.-д. путях, 4 VII 1978, около десятка растений с цветками и плодами; ст. Сонково, ж.-д. полотно, 13 VII 1978, один экземпляр с цветками.

Азиатский степной вид, в результате деятельности человека распространившийся в Европе и Азии далеко за пределы первоначального ареала (Флора СССР, 1953, XIX). Ближайшее к нашему местонахождение имеется в Московской обл. (Маевский, 1964).

Lavatera trimestris L. — г. Старица, на пустыре, 17 VII 1978, большая группа зацветающих растений.

Средиземноморское растение, культивируемое в качестве декоративного, в одичалом состоянии на территории СССР, по-видимому, отмечено редко. Так, во «Флоре СССР» (1949, XV) указывается, что *L. trimestris* встречается у нас только в культуре, а в последнем издании «Флоры» Маевского (1964) приводится как одичавшее только для Тульской обл.

Lepidium propinquum Fisch. et Mey. — окр. г. Кимры, на ж.-д. насыпи у ст. Савелово, 11 VII 1978, две большие колонии цветущих растений.

Этот вид впервые приводится нами для территории европейской части СССР. Встречается на сухих склонах и холмах на Кавказе и в Средней Азии (Флора СССР, 1939, VIII). *L. propinquum* принадлежит к секции *Cardaria* (Desv.) DC. и по облику очень сходен с *L. draba* L., но имеет стеблевые листья, суженные к основанию, тогда как у *L. draba* стеблевые листья с сердцевидно-стреловидным основанием, стеблеобъемлющие.

Lolium multiflorum Lam. — ст. Завидово, на ж.-д. полотне, 14 VII 1977, группа цветущих и плодоносящих растений.

В европейской части СССР этот вид распространен в качестве интродуцированного газонного растения. Как одичавшее встречается во многих областях, например в Ленинградской (Цвелев, 1977) и Московской (Маевский, 1964), в Латвии (Шулц, 1976, 1977).

Lycopsis orientalis L. — ст. Лазурная, на ж.-д. полотне, 10 IX 1978, 5 цветущих растений.

Вид распространен на территории СССР на юго-востоке европейской части СССР, Кавказе и Средней Азии и до сих пор не был известен севернее Белгородской обл.

Nonea lutea Reichenb. — ст. Редкино, на ж.-д. полотне, 10 IX 1978, около десятка растений с цветками и незрелыми плодами.

Вид, распространенный в степях Европы и Кавказа, еще не приводился для центральных и северо-западных районов европейской части СССР. Ближайшее местонахождение (вдоль железных дорог) находится в Воронежской обл. (Маевский, 1964).

Oenothera depressa Greene — ст. Конаково, на ж.-д. полотне, 10 VII 1978, большое число растений как в стадии однолетних розеток, так и в цветущем состоянии; окр. г. Кимры, на ж.-д. полотне у ст. Савелово, 11 VII 1978, много растений с цветками и плодами.

Произрастание этого североамериканского вида на территории европейской части СССР было установлено монографом рода Ростаньским (Rostanski, 1975). Всего он приводит 8 местонахождений этого вида (Белоруссия, Украина, Пензенская и Ростовская области). Судя по гербарным образцам, хранящимся в Гербарии БИН АН СССР, *O. depressa* на территории европейской части СССР была найдена впервые в Белоруссии в 1861 г. Траутфеттером. Позже, в 1900 и 1911 гг., собиралась в Пензенской обл. И. И. Спрыгиным и Е. К. Штукенберг. В последнее время указывается в качестве адвентивного растения в Брянской обл. (Алексеев, Макаров, 1977).

Oenothera rubricaulis Kleb. — североамериканский вид, широко распространенный в западных районах Калининской обл. В массовом количестве мы наблюдали его вдоль автомобильных и железных дорог на протяжении всего пути от ст. Старой Торопы до ст. Селижарово. Особенно обильно встречается близ ж.-д. станций Торопец и Пено, где растет не только на ж.-д. насыпи, но и по опушкам соснового леса. В 1.5—2 км от ст. Пено мы наблюдали почти чистые заросли этого вида на заброшенной пашне в сосняке. В восточных районах области встречается значительно реже: так, на ст. Ржев мы встречали единичные растения на ж.-д. полотне. Этот вид указан теперь почти во всех западных районах европейской части СССР. Ближайшие к нашему местонахождения *O. rubricaulis* имеются в Московской (Скворцов, 1973а; Rostanski, 1975), Новгородской и Псковской (Rostanski, 1975) областях.

Papaver strigosum (Boenn.) Schur — ст. Лазурная, на ж.-д. полотне 10 IX 1978, 3 экземпляра с цветками и незрелыми плодами.

Этот вид в европейской части СССР до настоящего времени не был известен севернее Крыма.

Rapistrum rugosum (L.) All. — окр. г. Калинина, на ж.-д. полотне между станциями Калинин и Пролетарка, 25 IX 1978, около двух десятков растений с цветками и незрелыми плодами.

Средиземноморский сорный вид, широко распространенный в Крыму в полынных степях, на солончаках и сорных местах (Определитель высших растений Крыма, 1972). В пределах средней полосы европейской части СССР указывается в Саратовской обл. и Волгограде (Маевский, 1964). В последнее время в качестве адвентивного растения обнаружен в Риге (Шулц, 1976, 1977), Ленинградской (Цвелев, 1976, 1977) и Московской (Октябрева, Чичев, 1977) областях.

Reynoutria sachalinensis (Fr. Schmidt) Nakai — окр. г. Калинина, вдоль ж.-д. канавы у ст. Пролетарка, 29 VI 1978, группа вегетирующих растений; г. Торопец, вдоль заборов и на пустыре, 22 VII 1978, вегетирующие растения.

Азиатский вид, отмеченный в одичалом состоянии в Московской, Смоленской и Ярославской областях (Скворцов, 1973а).

Reynoutria japonica Houtt. — ст. Бологое, на луговине рядом с железной дорогой, 7 VII 1978, 3 вегетирующих растения; г. Бежецк, на обочине дороги, 14 VII 1978, 5 экземпляров в вегетативном состоянии. Кроме этого, довольно часто встречаются растения этого вида в г. Калинине на газонах, под заборами и по обочинам дорог. Определил Ю. Д. Гусев.

Этот вид родом из Японии известен также в качестве адвентивного растения в Москве, Костроме и Ярославской обл. (Скворцов, 1973а).

Salvia tesquicola Klok. et Pobed. — ст. Красный Холм, на ж.-д. насыпи, 13 VII 1978, группа зацветающих растений.

На территории европейской части СССР этот вид распространен преимущественно в черноземной полосе. Ближайшие к нашему местонахождения в Московской (Маевский, 1964) и Псковской (Конспект флоры Псковской области, 1970) областях.

Tragopogon dubius Scop. — окр. г. Кимры, на ж.-д. насыпи у ст. Савелово, 11 VII 1978, 10 растений с цветками и плодами.

Степной вид, распространенный в европейской части СССР главным образом в южных областях, но легко разносится вдоль дорог. Известен также в Московской обл. (Маевский, 1964).

Veronica persica Poir. — ст. Лазурная, на краю ж.-д. полотна, 10 IX 1978, группа растений с цветками и незрелыми плодами.

Этот вид, родиной которого является Кавказ, недавно широко распространился и стал почти космополитом (Кожевников, 1935).

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Ю. Е., В. В. Макаров. (1977). К адвентивной флоре Брянской области. Бюлл. МОИП, отд. биол., 82, 6. — Безрученко Н. З., Н. И. Чукарин. (1956). Об амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiaefolia* L.). Бот. ж., 41, 5. — Белозеров П. И. (1966). Новые виды растений для флоры Костромской области. Бот. ж., 51, 6. — Васильев В. Н. (1953). Синюховые — *Polemoniaceae* Vent. Флора СССР, XIX. — Вялых А. К., В. Г. Жерягин, Ю. Н. Стрелков. (1976). Амброзия полыннолистная и борьба с ней. Карантин растений (Методические материалы), 19. — Гусев Ю. Д. (1968). Изменение рудеральной флоры Ленинградской области за 200 лет. Бот. ж., 53, 11. — Гусев Ю. Д. (1971). Расселение растений по железным дорогам северо-запада Европейской России. Бот. ж., 56, 3. — Гусев Ю. Д. (1976). Проникновение новых адвентивных растений в Кировскую и Пермскую области. Бот. ж., 61, 4. — Гусев Ю. Д. (1977). Материалы по адвентивной флоре Удмуртии. Бот. ж., 62, 5. — Гусев Ю. Д. (1978). Новые данные по адвентивной флоре Ленинградской и соседних областей. Бот. ж., 63, 4. — Ефимова Т. П., В. В. Туганаев. (1964). О некоторых редких и новых для флоры Удмуртии видах растений. Бот. ж., 49, 12. — Кожевников А. В. (1935). Сорная и адвентивная флора Московского ботсада. Бюлл. МОИП, отд. биол., 4. — Конспект флоры Псковской области. (1970). — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Невский М. Л. (1947, 1952). Флора Калининской области, I, II. — Овеснов А. М., С. И. Шилова. (1975). О некоторых новых адвентивных и редких видах центральных районов Пермской области. В кн.: Экология опыления, I. Пермь. — Октябрева Н. Б., А. В. Чичев. (1977). Об адвентивной флоре восточных районов Московской области. В кн.: Охрана природы и рациональное использование природных ресурсов Московской области. М. — Определитель высших растений Крыма. (1972). — Определитель растений Московской области. (1966). — Районы распространения важнейших сорных растений в СССР. (1935). — Скворцов А. К. (1973а). Новые данные об адвентивной флоре Московской области. Бюлл. ГБС АН СССР, 87. — Скворцов А. К. (1973б). *Calystegia inflata* Sweet в Московской области. Бюлл. ГБС АН СССР, 90. — Сорные растения СССР. (1934—1935). 1—4. — Флора Ленинградской области. (1957). II. — Цвелев Н. Н. (1976). Флористические новинки в Ленинградской области. Нов. сист. высш. раст., 13. — Цвелев Н. Н. (1977). О некоторых адвентивных растениях Ленинградской области. Нов. сист. высш. раст., 14. — Шулц А. А. (1976). Адвентивная флора на территории железнодорожных узлов г. Риги. Бот. ж., 61, 10. — Шулц А. А. (1977). Адвентивная флора города Риги. Бот. ж., 62, 10. — Элтон Ч. С. (1960). Экология нашествий животных и растений. — Kuusk V. (1973). *Cruciferae*. In: Eesti NSV Flora, V. — Rostanski K. (1975). Rozmieszczenie gatunkow rodzaju *Oenothera* L. z podrodzaju *Oenothera* w ZSRR Acta biologica, 1. (Katowice). Prace nauk Uniw; Slask, 90.

Калининский государственный университет.

Получено 24 XI 1978

УДК 582.738

Г. П. Яковлев

О РОДЕ *GUELDENSTAEDTIA* FISCH. *(FABACEAE)*

G. P. YAKOVLEV. ON THE GENUS *GUELDENSTAEDTIA* FISCH. (*FABACEAE*)

Суммируются данные по двум видам небольшого рода *Gueldenstaedtia* Fisch. (*Fabaceae*), произрастающим на территории СССР. Приводятся основные синонимы, уточнена типификация, впервые составлены карты ареалов.

Лишь два вида рода *Gueldenstaedtia* Fisch. заходят на территорию нашей страны северными участками своих ареалов. Они практически нигде не образуют более или менее значительных зарослей и сравнительно мало известны ботаникам. В 1962 г. пакистанский ботаник Али (Ali, 1962) опубликовал монографию, посвященную *Gueldenstaedtia*, а до этого род ревизовал Федченко (Fedtschenko, 1927), работа которого осталась, к сожалению, незамеченной и зарубежными, и отечественными ботаниками. Согласно Али, род насчитывает 10 видов. Кроме того, один вид был описан уже после выхода его работы.

Некоторое время дискуссионным оставался вопрос о правомочности использования названия *Gueldenstaedtia* Fisch. (1823 г.) в связи с существованием *Gueldenstaedtia* Necker (1790 г.). Китагава (Kitagawa, 1936) предложил nomen novum *Amblyotropis* Kitag. взамен *Gueldenstaedtia*, и разные авторы вслед за ним — целую серию новых комбинаций. Последняя из таких комбинаций — *Amblyotropis verna* (Georgi) Peshkova — появилась даже в 1972 г., хотя еще на X всемирном ботаническом конгрессе (Монреаль, 1962) названия, опубликованные Некером в его «Species naturales» (включая *Gueldenstaedtia* Necker), были отвергнуты. Таким образом, название, данное Фишером, является приоритетным, а *Amblyotropis* и соответствующие комбинации для отдельных видов суть nomen superfluum.

Основные различия между видами *Gueldenstaedtia*, произрастающими на территории СССР, нами приведены в ключе, представленном ниже.

Gueldenstaedtia Fisch. in Mém. Soc. Nat. Moscou, 6(1823) 171; Fedtsch. in Nuovo Giorn. Bot. Ital., n. s. 34(1927)1435—1442; Ali in Taxon 6(1957)59; id., Candollea, 18(1962)137—159. — *Amblyotropis* Kitag. in Nakai, Honda et al. Rep. first sci. exped. to Manchouko, sect. 4,4(1936)7.

Typus: *G. pauciflora* Fisch. (=*G. verna* (Georgi) Boriss.).

1. Листья простые с округло-широкоромбовидной, округлой или почти почковидной пластинкой, 1—3.5 см дл., 1.5—4.5 см шир. (изредка листья тройчатосложные с крупной срединной и двумя боковыми недоразвитыми листочками). . . . . *G. monophylla* Fisch.

\+ Листья непарноперистосложные с 5—9 парами боковых листочков . . . . *G. verna* (Georgi) Boriss.

1. *G. monophylla* Fisch. in Mém. Soc. Nat. Moscou, 6(1823)171; DC. Prodr. 2(1825)307; Delessert, Ic. select. Pl. 3(1837) tab. 73; Ledeb. Fl. Alt. 3(1831)260; id., Fl. Ross. 1(1843)564; Сапожн. в Изв. Томск. унив. 44(1911)363; Крыл. Фл. Зап. Сиб. 7(1933)1627; Fedtsch. in Nuovo Giorn. Bot. Ital., n.s. 34(1927)1441; Борис. во Фл. СССР, 11(1945)385; Собол. Консп. Фл. Тувы (1953)130; Груб. Консп. фл. МНР (1955)182; Ali in Candollea, 18(1962)142. — *Amblyotropis monophylla* (Fisch.) C. Y. Wu in Wang a. Tang, Ill. treatm. princip. pl. China. Legum. (1955)361. Ic.: Fisch. l. c.: tab. 19; Delessert, l. c.: tab. 73.

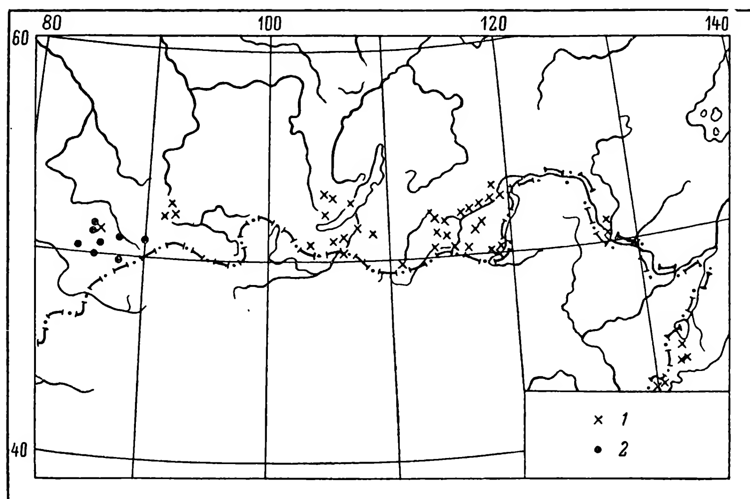
Lectotypus: «in alp. Corgonensium ad Katunjam, 1820» — Mordofkin, n° 57 — избран в LE. На этом же листе смонтированы образцы, собранные позднее (очевидно, в 1826 г.) Бунге.

По скалам, сухим каменистым и щебнистым склонам гор, прибрежным галечникам, выходам известняков (последнее встречено на территории МНР), на каменистых россыпях. Редок, включен в «Красную книгу» (1975 г.).

Горно-Алтайская автономная область: Катунь, близ перевоза Керкучи[1] (иногда на этикетках — Коркечу) — Бунге, Сапожников, Шелуякова; между Бол. Ильгуменем и Чуей — Бунге; устье р. Бол. Ильгумень — Тюменцев и Портнягин; между реками Черной и Бол. Яломан — Крылов; устье р. Ини — Верещагин, Сапожников; Катунь, ниже устья Чуи — Верещагин; горы вдоль Катуни — Ледебур; бом

---

[1] Образцы, для которых не указано место хранения, находятся в Гербарии БИН АН СССР.



Распространение на территории СССР видов рода *Gueldenstaedtia* Fisch.

1 — *G. verna* (Georgi) Boriss., *2* — *G. monophylla* Fisch.

Куйтым на Катуни — Верещагин; Чуйский тракт, склоны у Бичикту-кия — Верещагин; без точного указания места — Чихачев; Чуя — Залесов, Бунге, Геблер, Политов; Чуйская степь, ручей Сальяр — Потанин; Чулышман — Бунге, Политов; Коргонский хребет (близ Катуни) — Мордовкин; Алтай: без точной локализации — Геблер, Бунге, Клаус, Чихачев.

Тувинская автономная область: согласно Принцу, на скалах по берегу р. Хемчик; в окр. г. Тэль и пос. Бай-Тайга — Соболевская и Булгакова.

Общ. распр.: МНР (Монг. Алт., Котл. оз., Вост. Гоби), ?КНР.

2. *G. verna* (Georgi) Boriss. в Сп. раст. Герб. фл. СССР, 12(1953)122; Борис. во Фл. Забайк. 6(1954)572; Груб. Консп. фл. МНР (1955)182; Полож. Фл. Красн. края 6(1960)19; Ali in Candollea, 18(1962)144; Липат. в Бот. мат. (Ленинград) 22(1963)28; Ворош. Фл. советск. Дальн. Вост. (1966)273. — *G. pauciflora* (Pall.) Fisch. in Mém. Soc. Nat. Moscou, 6(1823)173; DC. Prodr. 2(1825)307; Turcz. Fl. Baic.-Dahur. 1(1842)333; Ledeb. Fl. Ross. 1(1843)564; Fedtsch. in Nuovo Giorn. Bot. Ital., n. s. 34(1927)1439; Комар. и Алис. Опред. раст. Дальнев. края 2(1932)671; Борис. во Фл. СССР, 11(1945)386; Попов, Фл. Ср. Сиб. (1957) 327; Попов и Бусик, Консп. фл. побереж. оз. Байкал (1966)89; Опред. раст. Прим. и Приам. (1966)240. — *Astragalus vernus* Georgi in Bemerk. Reise Russisch. Reich 1(1775)226. — *A. biflorus* Pall. Reise 3(1773)206, non L. (1771). — *A. pauciflorus* Pall. Sp. Astrag. (1801)81. — *A. brevicarinatus* DC. *Astrag.* (1802)241. — *Amblyotropis pauciflora* (Pall.) Kitag. in Nakai, Honda et al. Rep. first sci. exped. to Manchouko, sect. 4,4(1936)87. — *A. vernus* (Georgi) Kitag. in Journ. Jap. Bot. 41(1966)367; Пешк. в Степн. фл. Байкальск. Сиб. (1972)70. — Ic.: Gmelin, Fl. Sibir. 4(1759) tab. 26, tig. 1; Фл. Забайк. 6(1954)573, рис. 293.

Образец Георги, по-видимому, не сохранился, во всяком случае, он не приводится Е. Г. Бобровым и М. Н. Караваевым в их заметках по поводу публикаций и гербария Георги. Последний указывает для своего вида *Astragalus vernus* два местонахождения — «у Иркутска, на Ушаковке» и «на песчаных участках острова Ольхон». Любой из этих образцов в случае его обнаружения может быть избран лектотипом, но до тех пор, пока они не найдены, лектотипом, по моему мнению, должен служить рисунок во «Флоре Сибири» Гмелина. Георги прямо указывает на этот рисунок как на эквивалент собранного и описанного им растения, в силу чего в настоящий момент этот рисунок, выполненный в отличной манере, наиболее

достоверно характеризует таксон. Не вполне ясно, собрал ли Георги растение в обоих упомянутых местах, или только на о. Ольхон, поскольку р. Ушаковку как место сбора указывает Гмелин в своей флоре (Gmelin, 1759) (сборы Стеллера) и Георги мог лишь воспроизвести его данные.

В Гербарии БИН АН СССР (LE) хранится образец, на этикетке которого обозначено: «По Оннонской степи» (русск. текст, рука мне неизвестна), «*Astragalus biflorus*?» (скорее всего, — рука Палласа). Этот экземпляр, возможно, является изотипом *Astragalus biflorus* Pall. Голотип следует искать в Гербарии Британского музея (BM), где хранится основная часть гербария Палласа.

Описывая *G. pauciflora*, Фишер указывает в качестве базионима своего вида *Astragalus pauciflorus* Pall., фактически предлагая новую комбинацию, поэтому типовым образцом следует считать экземпляр, собранный на Алтае и хранящийся в Британском музее (BM — fide Ali). Наиболее ранние сборы этого вида из хранящихся в гербариях нашей страны (LE, MW) сделаны в 1814 г. Власовым в Даурии. Фишер упоминает их, но в силу указанных обстоятельств они типовыми не являются. Интересно отметить, что предлагая новую комбинацию для *Astragalus pauciflorus*, Фишер тем не менее не указывает Алтай как место его произрастания, а упоминает лишь Иркутск и Даурию (по сборам Власова). Лишь через 2 года в «Продромусе» Декандолль (по присланному Фишером тексту) приводит для нашего вида одновременно и Алтай, и Даурию.

Вид рассеянно встречается на сухих песчаных, щебнистых степных склонах и по разреженным светлым сухим сосновым лесам. По-видимому, почти нигде не образует значительных зарослей.

Горно-Алтайская автономная область: близ устья р. Чемал — Лучник; Алтай (без точной локализации) — Паллас (BM), Коптеев.

Красноярский край: окр. Минусинска, долина р. Луговки — Крылов; Тагарский остров — Заикин; дер. Алтайская, по берегу Енисея — Б. Шишкин.

Иркутская обл.: Балаганский р-н, окр. с. Бажеевского — Мальцев; там же, окр. дер. Усть-Осинской — Мальцев; о. Ольхон — Георги (non vidi); окр. Иркутска — Гмелин (non vidi), Георги (non vidi), Турчанинов, Щукин, Крузе, Геннинг (MW); оз. Байкал — Крузе; р. (?) Ком — Ганешин (по-видимому, этот образец имеет в виду Борисова) (Сп. раст. Герб. фл. СССР, 1953), указывая для нашего вида распространение «Саяны»). Сибирь байкальская (без уточнения места) — Бунге.

Бурятская АССР: окр. Улан-Удэ (Верхнеудинск) — Щукин, Седаков; Заиграевский р-н, падь Кокелтей — Винтер (MW); окр. Гусиного озера — Смирнов; горы между Темником и Джидой, оз. Хойту-Нор — Смирнов; окр. Кяхты (Троицкосавск) — Клеменц, Михно, Иконников-Галицкий; близ с. Цакир — Курский. Даурия (?) Селенгинская — (?) Власов.

Читинская обл.: окр. Читы — Михно, Новопокровский, Благовещенский и Поплавская, Кузнецов; окр. Маккавеево — Михно; в 20 км восточнее Карымского — Яковлев; окр. Нерчинска — Зензинов, Каро, Мауриц, Стуков; окр. Курорта Дарасун — Стуков; с. Агинское — Стуков; Борзя — Смирнов, Кузнецов; ст. Чандант 2 — Смирнов; Ононская степь — (?) Паллас; окр. пос. Соктуевского — Смирнов; окр. пос. Абагайтуевского и Кайластуевского — Смирнов; с. Дурой — Турчанинов; между Нерчей и Куэнгой — Сукачев и Поплавская; окр. ст. Горбица — Сукачев и Поплавская; ст. Бянкино — Фадеев; окр. г. Сретенска — Максимович; окр. г. Шилки (Шилкинский завод) — Максимович; р. Шилка — Усть-Черная — Иконников-Галицкий; Балейский р-н, окр. с. Ниж. Гирюнино — Шафранова (MW); Кыринский район, пос. Букукун — Блохин (MW); Даурия Нерчинская (без точной локализации) — Зензинов; Даурия — Турчанинов.

Амурская обл.: басс. р. Громотухи, притока Амура — Сочава и Липатова; в 5 км западнее Благовещенска — Калинина; без точной локализации — Маак.

Приморский край: район Уссурийска (Никольск-Уссурийский) в окр. города и по р. Суйфун — Комаров, Гольденштедт, Траншель, И. Шишкин, Сюзев, Гордеев; р. Суйфун, в окр. пос. Константиновского — Шипчинский; Ханкайский р-н, с. Нов. Девица — И. Шишкин; Хасанский район, по р. Тумыньцзян — Комаров.

Общ. распр.: Сев. Монг. (Монг.-Даур., Хэнт.), Китай (Дунбэй, Сев., Сев.-Зап., Центр., Вост., Юго-Зап.), п-ов Корея.

ЛИТЕРАТУРА

Ali S. I. (1962). A taxonomic revision of the genus *Gueldenstaedtia* Fisch. Candollea, 18. — Fedtschenko B. (1927). Revision preliminaire du genre *Guldenstaedtia* Fisch. Nuovo Giorn. Bot. Ital., n. s., 34. — Gmelin J. (1759). Flora Sibirica. Petropolis. — Kitagawa M. (1936). Plantae novae Manchuriae et Koreae. Rep. first sci. exped. Manch., sect. IV, Tokyo.

Ленинградский химико-фармацевтический институт. Получено 4 XII 1978.

УДК 581.9 : 582.33 (470.341)

Ю. М. Воробьев

К ФЛОРЕ ПЕЧЕНОЧНЫХ МХОВ ГОРЬКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

JU. M. VOROBYOV. ON THE FLORA OF LIVERWORTS OF GORKY DISTRICT

Приведены сведения о местонахождении и местообитании 30 видов печеночных мхов, собранных автором на территории Горьковской обл.; из них 18 видов указываются впервые для области.

Первое упоминание о печеночных мхах Горьковской обл. мы находим в работе И. М. Швецова (1929), в которой для бывшей Нижегородской губернии приводятся 9 видов, определенных В. Ф. Бротерусом. В «Определителе» Л. И. Савич и К. И. Ладыженской (1936) без точного указания местонахождения для бывшего Горьковского края приводятся 8 видов. В работах А. Д. Смирновой (1949, 1975, 1977) указывается 6 видов, собранных автором на обнажениях карстующихся пород в ряде районов области. Наконец, Е. В. Лукиной, И. Г. Никитиной (1975, 1977) и А. Д. Смирновой, Е. В. Лукиной, И. Г. Никитиной (1975) из немногих мест области приводятся два водных печеночника — *Ricciocarpus natans* (L.) Corda f. *fluitans* C. Jens. и *Riccia fluitans* L. Таким образом, до настоящего времени для Горьковской обл. было известно 16 видов печеночных мхов.

Материалом для статьи послужили результаты обработки коллекции печеночных мхов (более 200 образцов), собранных нами в различных районах области. При просмотре коллекции выявлено 30 видов, часть из которых повторяет уже известные для области виды, часть — 18 видов — указываются впервые (отмечены в списке звездочкой). Виды в списке расположены по системе Р. М. Шустера с изменениями, внесенными Р. Н. Шляковым (1972).

1. *Blasia pusilla* L. — г. Горький, пос. Щербинки, на влажной почве лесистых склонов оврага правого берега р. Оки, часто, 7 IX 1977, с выводковыми колбочками; Богородский р-н, окр. с. Доскино, на гнилушке и на сырой почве у ручья в овраге правого берега р. Оки, 11 VII 1976; Навашинский р-н, окр. дер. Валтово, на сыром песчаном берегу р. Серёжа, 4 VIII 1977; Павловский р-н, окр. г. Ворсма, на почве, в лиственном лесу, обильно, 24 VII 1977; окр. дер. Липовицы, на сыром песчаном берегу р. Оки, обильно, 21 V 1977, с многочисленными выводковыми колбочками и спорогонами. Ранее упоминался для Дзержинского и Богород-

ского районов (Швецов, 1929) и Горьковского края (Савич, Ладыженская, 1936).

2. *Pellia epiphylla* (L.) Corda — г. Горький, пос. Щербинки, на влажной почве склонов оврага и на почве у ручья в овраге правого берега р. Оки, обильно, с псевдопериантиями и спороношением, 4 V 1976, 7 IX 1977, определил Р. Н. Шляков; Богородский р-н, окр. пос. учхоза «Новинки», на сырой почве в ключевом месте, обильно, 24 V 1976, определил Р. Н. Шляков; Вадский р-н, окр. с. Вад, на сырых травянистых днищах заброшенных рыбных прудов, часто, 25 VI 1976, 23 V 1977; Воскресенский р-н, окр. раб. пос. Воскресенское, на кочке по берегу оз. Моховое, 6 VIII 1970, определил Р. Н. Шляков; Навашинский р-н, окр. дер. Валтово, берег р. Серёжа, много, с псевдопериантиями, 4 VIII 1977; окр. дер. Левино, правобережье р. Серёжи, у ручья в ольшатнике, обильно, с псевдопериантиями, 6 VIII 1977. Ранее упоминался для Дзержинского р-на (Швецов, 1929) и Горьковского края (Савич, Ладыженская, 1936).

*3. *Pellia endiviifolia* (Dicks.) Dum. — г. Горький, пос. Щербинки, на влажной почве склонов оврага и на почве у ручья в овраге правого берега р. Оки, обильно, с псевдопериантиями, 4 V 1976, 7 IX 1977; Богородский р-н, окр. пос. затон Дуденево, на влажной почве у ручья на склоне берега р. Оки, там же, у выхода грунтовых вод, обильно, 15 V 1977, определил Р. Н. Шляков; Кстовский р-н, окр. с. Запрудное, у ручья в лесистом овраге, много, мужские экземпляры, 4 IX 1977; Павловский р-н, окр. г. Ворсма, берег оз. Тосканка, немного, мужские экземпляры, 24 VII 1977.

f. *furcigera* (Hook.) O. Mass. — г. Горький, пос. Щербинки, у ручья в овраге правого берега р. Оки, с псевдопериантиями, 7 IX 1977; Богородский р-н, окр. пос. затон им. Жданова, у ручья на лесистом склоне берега р. Оки, немного, мужские экземпляры, 26 VIII 1977. Сезонная форма с многочисленными выводковыми веточками.

*4. *Pellia neesiana* Limpr. — г. Горький, Щелоковский хутор, по краю лесной дороги в дубраве, много, с псевдопериантиями, 23 VIII 1977; Богородский р-н, окр. пос. затона Дуденево, на сырой почве лесистого склона правого берега р. Оки, обильно, стерильные, 15 V 1977; Воротынский р-н, окр. раб. пос. Васильсурск, у выхода грунтовых вод в овраге правого берега р. Волги, немного, 16 VIII 1977; Навашинский р-н, окр. дер. Валтово, на почве в сыром ольшатнике, много, 5 VIII 1977.

*5. *Aneura pinguis* (L.) Dum. — Богородский р-н, окр. пос. затона Дуденево, у выхода грунтовых вод на склоне правого берега р. Оки, много, с многочисленными периантиями и обильным спороношением, 15 V 1977, окр. дер. Ключищи, на доломитовой крошке и на сырой почве в карьере, обильно, мужские и женские экземпляры, там же, на гнилом стволе у воды, много, стерильно, 2 VII 1977.

6. *Ptilidium pulcherrimum* (Web.) Hampe — широко распространенный вид, встречается повсеместно в лиственных, смешанных и хвойных лесах. Обычен на основаниях стволов лиственных и хвойных пород, не поднимается высоко над поверхностью земли, на гнилых пнях и гнилой древесине, реже на сухостое, валежнике, один раз собран на корневом вывороте. В сырых низинах в хвойных лесах изредка встречается на колоднике, гнилых пнях и приствольных кочках. Один раз отмечен на колоднике на заболоченном днище карстового провала. Нередко собирался нами чистыми дернинками в больших количествах, но чаще — в смеси с разнообразными мхами. Всего нами был собран 48 раз. Бóльшая часть образцов с периантиями, нередко многочисленными, очень редко со спороношением. Ранее для Горьковского края приводились f. *gracile* K. Müll. и f. *densum* K. Müll. (Савич, Ладыженская, 1936).

*7. *Cephalozia bicuspidata* (L.) Dum. — г. Горький, окр. пос. Сортировочная, на обнаженной почве торфяника, много, 13 IX 1970; Дзержинский р-н, окр. пос. Ильино, на гнилом пне в заболоченном березняке, как примесь, 28 IX 1975; Кстовский р-н, окр. г. Кстово, Зеленый город, на обнаженной почве по берегу пруда в еловом лесу, обильно, 14 IX 1975; Нава-

шинский р-н, окр. дер. Валтово, на сырых стенках ямы в сыром ольшатнике, много, 5 VIII 1977. Все образцы с многочисленными периантиями.

*8. *Cephalozia pleniceps* (Aust.) Lindb. — Навашинский р-н, окр. дер. Валтово, на сырых стенках ямы в сыром ольшатнике, как примесь, 5 VIII 1977, определил Р. Н. Шляков.

*9. *Cladopodiella fluitans* (Nees) Buch — Арзамасский р-н, окр. с. Старая Пустынь, болото Козье, на кочках в сырых местах, обильно, 9 VII 1977, определил Р. Н. Шляков.

*10. *Cephaloziella hampeana* (Nees) Schiffn. — Арзамасский р-н, окр. с. Рождественский Майдан, на гнилой древесине в сосново-еловом лесу, как примесь, 25 VI 1976, определил Р. Н. Шляков; Кстовский р-н, окр. дер. Горянькино, на гнилом пне и на почве у основания пня, как примесь, 10 VII 1976, определил Р. Н. Шляков.

*11. *Leiocolea badensis* (Gott.) Jorg. — г. Горький, пос. Щербинки, на лесистом склоне правого берега р. Оки, много, с периантиями, 7 IX 1977; Богородский р-н, окр. пос. затона Дуденево, у выхода грунтовых вод на склоне правого берега р. Оки, 15 V 1977, определил Р. Н. Шляков; Павловский р-н, окр. г. Ворсма, берег оз. Тосканка, 24 VII 1977, определил Р. Н. Шляков.

*12. *Lophozia excisa* (Dicks.) Dum. — Богородский р-н, окр. с. Доскино, на влажной почве лесистого склона оврага берега р. Оки, немного, 11 VII 1976, определил Р. Н. Шляков.

*13. *Gymnocolea inflata* (Huds.) Dum. — г. Горький, пос. Сортировочная, на обнаженной почве торфяника, много, 13 IX 1970, определил Р. Н. Шляков; Арзамасский р-н, окр. с. Старая Пустынь, болото Козье, на сырых местах после пожара, обильно, 9 VII 1977, определил Р. Н. Шляков.

*14. *Isopaches bicrenatus* (Schmid.) Buch — Навашинский р-н, окр. дер. Валтово, на почве в сосновом лесу, много, 5 VIII 1977, с многочисленными периантиями.

*15. *Scapania curta* (Mart.) Dum. — Богородский р-н, окр. села Доскино, на влажной почве лесистого склона оврага правого берега р. Оки, с периантиями, 11 VII 1976, определил Р. Н. Шляков.

*16. *Scapania irrigua* (Nees) Dum. — Арзамасский р-н, окр. с. Старая Пустынь, на сыром берегу оз. Великое, немного, 8 VII 1977; Навашинский р-н, окр. дер. Валтово, на почве в заболоченном ольшатнике, немного, 5 VIII 1977, окр. дер. Левино, по берегу ручья в ольшатнике, немного, 6 VIII 1977. Определил Р. Н. Шляков.

17. *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dum. — распространенный вид, встречается по всей области в лиственных, смешанных и хвойных лесах. Часто произрастает на обнаженной почве и у основания пней и стволов деревьев, на выбросах животных землероев, на лесной подстилке, на гнилых пнях, на основаниях стволов деревьев, реже — на валежнике и гнилой древесине. В сырых и заболоченных лесах, в сырых и заболоченных низинах и межгрядовых понижениях в лесах обильно заселяет почву (на подстилке), валежник, гнилые пни и пристволъные кочки. Нередко растет на обнаженной почве, на основаниях стволов на лесистых склонах по берегам р. Оки и Волги, на колоднике у ручьев в глубоких лесистых оврагах. Обнаружен также в ивняке и на пристволъных кочках по краю сфагнового болота на дне карстового провала, один раз собран на почве в известняковом карьере. Нередко собирался нами чистыми дернинками, но чаще — в смеси с различными мхами. Собран 68 раз. Большинство образцов с периантиями, реже со спорогонами. Ранее упоминался для Дзержинского р-на (Швецов, 1929) и Горьковского края (Савич, Ладыженская, 1936).

18. *Lophocolea minor* Nees — распространенный вид, встречается в лиственных, смешанных и хвойных лесах, в пойменных дубравах и березняках, в лесистых оврагах по берегам рек Оки и Волги, на почве, гнилых пнях, колоднике и на основании стволов живых деревьев. Растет совместно с различными мхами. Собран нами 24 раза. Все образцы с многочислен-

ными выводковыми почками, редко с периантиями. Ранее упоминался для Горьковского края (Савич, Ладыженская, 1936) и Бутурлинского р-на (Смирнова, 1975).

19. *Chiloscyphus polyanthus* (L.) Corda — г. Горький, окр. дер. Ольгино, у ручья в лесистом овраге берега р. Оки, 11 VIII 1970, дубрава у ботанического сада, на склоне оврага, 7 VIII 1971; лесопарк Щёлоковский хутор, на почве в дубраве, 23 VIII 1977; Арзамасский р-н, окр. с. Старая Пустынь, по берегу оз. Великое, 8 VII 1977; Богородский р-н, окр. с. Доскино, в лесистом овраге берега р. Оки, 11 VII 1976; Воскресенский р-н, окр. раб. пос. Воскресенское, левобережье р. Ветлуги, по берегу оз. Моховое, 6 VIII 1970; Павловский р-н, окр. г. Ворсма, на валежнике в лиственном лесу, 24 VIII 1975. Определил Р. Н. Шляков. Ранее упоминался для Дзержинского р-на (Швецов, 1929) и Горьковского края (Савич, Ладыженская, 1936).

*20. *Chiloscyphus fragilis* (Roth) Schiffn. — г. Горький, пос. Щербинки, на лесистом склоне оврага берега р. Оки, много, 7 IX 1977; Богородский р-н, окр. дер. Зимёнки, на влажной почве заболоченного берега р. Ункор, 17 VIII 1975; Навашинский р-н, окр. дер. Валтово, на влажной почве в заболоченном ольшатнике, немного, 5 VIII 1977; Воскресенский р-н, окр. раб. пос. Воскресенское, левобережье р. Ветлуги, на берегу оз. Моховое, часто, 6 VIII 1970, определил Р. Н. Шляков.

21. *Chiloscyphus pallescens* (Ehrh.) Dum. — г. Горький, у выхода грунтовых вод на лесистом склоне правого берега р. Оки, 3 VII 1971; Богородский р-н, окр. с. Доскино, на лесистом склоне правого берега р. Оки, 11 VII 1976; Кстовский р-н, окр. г. Кстово, лесопарк Зеленый город, на гнилом пне у пруда в лесу, 14 IX 1975; Воскресенский р-н, окр. раб. пос. Воскресенское, левобережье р. Ветлуги, на берегу оз. Моховое, 6 VIII 1970. Ранее упоминался для Горьковского края (Савич, Ладыженская, 1936).

22. *Plagiochila porelloides* (Torrey ex Nees) Lindenb. — распространенный вид, обильно встречается на влажной почве лесистых склонов оврагов и у ручьев в них, по берегам рек Оки и Волги, на сырой почве по берегам озер, нередко — на известняках в карстовых провалах, редко — на приствольных кочках и основаниях стволов деревьев в сырых заболоченных низинах в лиственных лесах. Собирался нами чаще как примесь к другим мхам, реже — чистыми дернинками. Собран 23 раза. Ранее упоминался для Горького и Богородского (Швецов, 1929), Арзамасского (Смирнова, 1949) и Перевозского (Смирнова, 1975, 1977) районов.

23. *Radula complanata* (L.) Dum. — Арзамасский р-н, окр. с. Рождественский Майдан, на основании осины в лиственном лесу, с периантиями, 21 VI 1976; там же, на основании дуба в смешанном лесу, 25 VI 1976, окр. с. Старая Пустынь, на стволе дерева в лиственном лесу, с выводковыми телами; там же, у основания ствола дерева на лесистом берегу оз. Великое, там же, на основании ствола дерева на дне карстового провала на берегу оз. Свято, с периантиями и выводковыми телами, 7 VII 1977; там же, на известняках карстового провала по берегу оз. Великое, обильно, с периантиями, 8 VII 1977; Богородский р-н, окр. пос. затон им. Жданова, на основании стволов деревьев на лесистом склоне берега р. Оки, часто, 25 IV 1976; Кстовский р-н, окр. дер. Ветчак на гнилом пне в дубраве в пойме р. Кудьма, обильно, с многочисленными периантиями, 30 VI 1976; Павловский р-н, окр. г. Ворсма, на корнях дерева по берегу оз. Тосканка, с многочисленными периантиями, выводковыми телами и спороношением, 24 VII 1977. Ранее упоминался для Богородского (Швецов, 1929) и Перевозского (Смирнова, 1977) районов.

24. *Conocephalum conicum* (L.) Dum. — г. Горький, пос. Щербинки, у ручья в лесистом овраге берега р. Оки, обильно, 7 IX 1977; Арзамасский р-н, окр. с. Старая Пустынь, на сырых известняках по берегу оз. Великое; там же, на известняках в карстовом провале, обильно, 8 VII 1977; Богородский р-н, окр. с. Доскино, пос. затон им. Жданова, пос. затона Дуденево, у ручья на склонах и в лесистом овраге правого берега р. Оки, часто, реже — на гнилых пнях у ручья, 11 VII 1976, 15 V и 26 VIII 1977;

Воротынский р-н, окр. раб. пос. Васильсурск, на лесистом склоне оврага берега р. Волги, 16 VIII 1977. Ранее упоминался для Арзамасского (Смирнова, 1949) и Перевозского (Смирнова, 1977) районов.

25. *Marchantia polymorpha* L. — довольно широко распространенный вид, несомненно встречается гораздо чаще, но как знакомый вид редко собирался нами в гербарий. Обычен в лиственных и хвойных лесах в основном на старых кострищах, реже — на гнилых пнях, в полях на влажной почве и в ключевых местах, на сырых травянистых берегах рек, на лесистых склонах и на влажной почве у ручьев в оврагах по берегам рек Оки и Волги, нередок на влажных известняках в карстовых провалах. Собран нами 22 раза. Большинство образцов с выводковыми корзинами, мужскими и женскими подставками. Ранее упоминался для Горького, Богородского и Дзержинского (Швецов, 1929), Арзамасского (Смирнова, 1949) и Перевозского (Смирнова, 1977) районов.

26. *Riccia fluitans* L. — Арзамасский р-н, окр. с. Старая Пустынь, по берегам карстовых озер Великое, Глубокое, Свято, часто, 18 VI и 11 VII 1978. Ранее упоминался для Арзамасского р-на (Смирнова и др., 1975).

*27. *Riccia ciliata* Hoffm.

*28. *Riccia glauca* L.

*29. *Riccia sorocarpa* Bisch.

Три последних вида обнаружены в одном месте: Богородский р-н, окр. пос. учхоза «Новинки», на нарушенной почве на пологом склоне в полях, немного, 24 V 1976 (*R. sorocarpa* определил Р. Н. Шляков).

*30. *Riccia huebeneriana* Lindenb. — Навашинский р-н, окр. дер. Валтово, правобережье р. Сережа, сосновый лес, на влажной обнаженной нарушенной почве по краю лесной дороги, обильно, растет мелкими разрозненными розетками, 4 VIII 1977.

Выражаю благодарность Р. Н. Шлякову за оказанную помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Лукина Е. В., И. Г. Никитина. (1975). Растительный покров пойменных озер Горьковской области. В кн.: Биологические основы повышения продуктивности и охраны лесных, луговых и водных фитоценозов Горьковского Поволжья, 3. Горький. — Лукина Е. В., И. Г. Никитина. (1977). Фитоценотические особенности и растительные типы пойменных озер Горьковской области. В кн.: Наземные и водные экосистемы, 1. Горький. — Савич Л. И., К. И. Ладыженская. (1936). Определитель печеночных мхов севера европейской части СССР. — Смирнова А. Д. (1949). Мхи известняковых обнажений в окрестностях Пустынской биологической станции Горьковского университета. Уч. зап. Горьков. гос. унив., 14. — Смирнова А. Д. (1975). Мхи обнажений карстующихся пород Ичалковского бора и окрестностей Борнуковской пещеры. В кн.: Биологические основы повышения продуктивности и охраны лесных, луговых и водных фитоценозов Горьковского Поволжья, 3. Горький. — Смирнова А. Д. (1977). Мхи обнажений карстующихся пород Ичалковского бора и окрестностей Борнуковской пещеры. (Видовой состав флоры мохообразных). В кн.: Наземные и водные экосистемы, 1. Горький. — Смирнова А. Д., Е. В. Лукина, И. Г. Никитина. (1975). Материалы по динамике флоры и растительности озера Парового системы Пустынских озер Горьковской области. В кн.: Биологические основы повышения продуктивности и охраны лесных, луговых и водных фитоценозов, 4. Горький. — Швецов И. М. (1929). Материалы для флоры мхов Нижегородской губернии. В кн.: Производительные силы Нижегородской губернии, 9. Нижний Новгород. — Шляков Р. Н. (1972). О высших таксонах печеночников класса *Hepaticae* s. str. Бот. ж., 57, 4.

Горьковский сельскохозяйственный институт.

Получено 19 XII 1978.

УДК 581.47 (470.5)

В. В. Сентемов

О ДЛИТЕЛЬНОСТИ СОЗРЕВАНИЯ ПЛОДОВ НЕКОТОРЫХ ПЛОДОВЫХ И ЯГОДНЫХ РАСТЕНИЙ В ПРЕДУРАЛЬЕ И НА УРАЛЕ

V. V. SENTEMOV. ON THE FRUIT MATURITY DURATION IN SOME FRUIT AND SMALL FRUIT PLANTS IN THE URALS AND PRE-URALS

Приводятся данные о продолжительности созревания плодов *Fragaria vesca* L., *Padus avium* Mill., *Ribes nigrum* L., *Rubus idaeus* L., *Sorbus aucuparia* L., которая составляет соответственно 30, 61, 56, 34 и 66 дней.

Показано, что средние многолетние сроки созревания плодов у этих пяти видов в пределах лесной зоны от западных границ Предуралья до восточных склонов Урала варьируют очень слабо.

Полное и рациональное использование дикорастущих плодов и ягод немыслимо без знания их запасов, закономерностей плодоношения, сроков созревания. Необходимо также знать примерные сроки наступления основных фаз развития ягодных растений и колебание их по годам, так как это определяет сроки созревания плодов и в какой-то степени величину урожая. Лишь в самое последнее время больше внимания стало уделяться как изучению фенологии дикорастущих плодово-ягодных растений, так и прогнозированию начала созревания их плодов, определению периода плодоношения (Юркевич, 1957; Некрасова, 1960; Булыгин, Довгулевич, 1970; Раус, 1970, 1972; Шаброва, 1970, 1972; Сентемов, 1971, 1976; Мауринь и др., 1972; Шульц, 1972а, б, 1974; Шульц, Наугольнова, 1968; Шульц, Харина, 1966; Колупаева, 1972; Черкасов, Невский, 1972).

Было выяснено, что в пределах каждой географической зоны для семян и плодов, созревающих летом или в начале осени, средние многолетние интервалы между началом цветения и началом созревания плодов, выраженные в сутках, варьируют слабо. Например, для центральной части Кольского п-ова интервал от зацветания до созревания плодов брусники равен в среднем 66 суткам, для приморской территории — 70 суткам. Это правило варьирования средних многолетних периодов созревания плодов оказалось верным для брусники, черники, голубики, малины и некоторых других растений (Шульц, Наугольнова, 1968).

Известно также, что средние многолетние сроки созревания плодов таежных кустарников сохраняются почти стабильными на протяжении всего огромного их ареала (Васьковский, 1962). Лишь при переходе из лесной зоны в субарктическую в ряде случаев наблюдается сокращение периода созревания плодов у черной смородины (Витковский, 1960) и у рябины (Шульц, 1967).

Данных о продолжительности созревания плодов дикорастущих плодово-ягодных растений в Предуралье и на Урале мало. Имеющиеся материалы только частично опубликованы в ряде сборников, большая часть их хранится в архивах (Архивы фенологического сектора ГО СССР, Фенологических комиссий областей и автономных республик и т. д.). С целью установления длительности созревания различных дикорастущих плодово-ягодных растений в этом регионе нами были использованы опубликованные в книгах «Сезонная жизнь природы Русской равнины», изданных в 1969 и 1970 гг. и «Географическом сборнике», вышедшем в 1957 г., многолетние данные наблюдений за началом зацветания и созреванием плодов дикорастущих растений, собранные корреспондентами добровольных фенологических сетей, а также материалы Фенологической комиссии Удмуртского отдела ГО СССР. Результаты обработок приведены в табл. 1 и 2.

Все значения длительности созревания плодов *Fragaria vesca* L., *Padus avium* Mill., *Ribes nigrum* L., *Rubus idaeus* L., *Sorbus aucuparia* L., несмотря на небольшое число данных по каждому виду, хорошо распределяются

ТАБЛИЦА 1

Календарные сроки начала цветения, созревания плодов и длительность созревания плодов некоторых плодовых и ягодных растений Предуралья и Урала

Место наблюдения	Начало цветения	Начало созревания	Длительность созревания плодов, дни
Fragaria vesca L.			
Удмуртская АССР			
Ижевск	24 V/25	25 VI/25	32
Сарапул	24 V/29	22 VI/33	29
Кировская обл.			
Уржум	29 V/12	25 VI/13	27
Пинюг	25V/11	27 VI/11	33
Пермская обл.			
Чернушка	27 V/15	26 VI/15	30
Кизел	6 VI/6	6 VII/6	30
Оханск	26 V/7	25 VI/7	30
Чердынь	5 VI/15	7 VII/15	33
Кудымкар	29 V/15	30 VI/15	32
Верещагино	25 V/7	24 VI/7	30
Пермь	26 V/15	25 VI/15	30
Оса	26 V/10	24 VI/10	29
Кунгур	27 V/15	23 VI/15	27
Кын	8 VI/15	4 VII/15	26
Барда	4 VI/11	3 VII/11	29
Ножовка	27 V/15	24 VI/15	28
Padus avium Mill.			
Удмуртская АССР			
Ижевск	16 V/25	12 VII/25	57
Кировская обл.			
Вятские Поляны	17 V/17	16 VII/13	60
Пинюг	25 V/13	23 VII/11	59
Пермская обл.			
Чернушка	24 V/15	24 VII/15	61
Чердынь	28 V/21	3 VIII/21	67
Кудымкар	27 V/15	27 VII/15	61
Верещагино	24 V/7	28 VII/7	65
Кын	30 V/15	5 VIII/15	67
Барда	26 V/11	25 VII/11	60
Ножовка	24 V/15	22 VII/15	59
Ribes nigrum L.			
Удмуртская АССР			
Ижевск	15 V/25	16 VII/25	61
Можга	21 V/20	15 VII/20	55
Кировская обл.			
Вятские Поляны	18 V/15	9 VII/14	52
Уржум	21 V/13	12 XII/9	52
Пермская обл.			
Устиново	20 V/5	19 VII/5	60
Сива	21 V/5	21 VII/5	61
Свердловская обл.			
Алапаевск	17 V/5	15 VII/4	59
Сысерть	22 V/5	19 VII/5	58
Челябинская обл.			
Аргаяш	16 V/5	12 VII/10	57
Rubus idaeus L.			
Удмуртская АССР			
Ижевск	16 VI/25	18 VII/25	32
Сарапул	9 VI/32	13 VII/27	34
Можга	16 VI/20	18 VII/20	32
Селты	15 VI/5	16 VII/5	31
Кировская обл.			
Уржум	14 VI/8	14 VII/13	30
Пинюг	21 VI/8	22 VII/11	31
Пермская обл.			
Чернушка	15 VI/15	20 VII/15	35
Ножовка	14 VI/15	19 VII/15	35
Устиново	19 V/5	24 VII/5	35
Оханск	14 VI/15	14 VII/19	30
Кудымкар	22 VI/15	23 VII/15	31
Верещагино	14 VI/7	21 VII/7	37
Пермь	16 VI/15	20 VII/15	34
Оса	13 VI/10	19 VII/10	37
Кунгур	15 VI/15	24 VII/15	39
Барда	20 VI/11	26 VII/11	36
Башкирская АССР			
Бакалы	14 VI/10	18 VII/10	34
Челябинская обл.			
Аргаяш	14 VI/4	21 VII/4	37
Sorbus aucuparia L.			
Пермская обл.			
Оханск	9 VI/7	16 VIII/7	69
Чердынь	12 VI/15	19 VIII/15	68
Пермь	7 VI/15	10 VIII/15	64
Кунгур	7 VI/15	9 VIII/15	63
Кын	12 VI/15	18 VIII/15	67
Барда	10 VI/11	15 VIII/11	66
Ножовка	4 VII/15	5 VIII/15	62

Примечание. В графах 1 и 2 в числителе — календарная дата, в знаменателе — период наблюдений (число лет).

в вариационные ряды. Это дало возможность рассчитать среднюю длительность созревания плодов этих растений для некоторых пунктов Предуралья и Урала.

Наименьшая длительность созревания плодов *Fragaria vesca* на рассматриваемой территории равна 26 дням, самая большая — 33. Разность

ТАБЛИЦА 2

Значение M, m, σ длительности созревания плодов (в днях)

Вид	M	m	σ
Fragaria vesca	29.7	0.87	1.90
Padus avium	61.2	0.80	2.75
Ribes nigrum	56.1	0.90	2.80
Rubus idaeus	34.0	0.63	2.60
Sorbus aucuparia	65.6	1.00	2.80

Примечание. M — среднее значение, m — стандартная ошибка M, σ — стандартное отклонение распределения.

между наименьшей и наибольшей длительностями созревания плодов составляет 7 дней. Примерно в трети пунктов рассматриваемой территории длительность созревания плодов *Fragaria vesca* составляет 30 дней. Средняя длительность созревания плодов, рассчитанная для 17 пунктов, равна 29.7 дням (σ=1.9 дня).

Интервалы между наименьшей и наибольшей длительностью созревания плодов *Padus avium*, *Ribes nigrum*, *Rubus idaeus*, *Sorbus aucuparia* колеблются в пределах от 7 (*Sorbus aucuparia*) до 10 (*Padus avium*) дней. Обращает на себя внимание тот факт, что стандартное отклонение σ длительности созревания плодов этих растений близко: колеблется в пределах 2.6—2.8 дня.

Приведенные здесь данные из-за сравнительно небольшого исходного материала носят предварительный характер. Тем не менее они дают право утверждать, что средние многолетние сроки созревания рассмотренных пяти видов дикорастущих плодово-ягодных растений в пределах лесной зоны от западных границ Предуралья до восточных склонов Урала варьируют очень слабо.

ЛИТЕРАТУРА

Н. Е. Булыгин, З. Н. Довгулевич. (1970). О возможности прогноза созревания плодов и семян древесных растений по феноиндикаторам с привлечением корреляционных уравнений. В кн.: Проблемы фенологического прогнозирования. Л. — Васьковский А. П. (1962). Календарь природы Северо-Востока СССР. — Витковский В. Л. (1960). Исследование сортов и форм черной смородины различного эколого-географического распространения в условиях Кольского полуострова. Бюлл. ВИР. 8 — Зубков Е. Ф. (1957). Фенологический календарь Молот. обл. и сроки основных сельскохозяйственных работ. Геогр. сб. IV. Вопросы фенологии. Л. — Колупаева К. Г. (1972). Фенология брусники и возможности прогнозирования ее урожая. В кн.: Вопросы индикационной фенологии и фенологического прогнозирования. Л. — Мауринь А. М., И. Я. Лиепа, А. Я. Дрике. (1972). Прогнозирование семеношения хвойных интродуцентов с помощью математической модели. В кн.: Вопросы индикационной фенологии и фенологического прогнозирования Л. — Некрасова Т. П. (1960). Роль фенологического изучения древесных пород в составлении прогноза урожая лесных семян. В кн.: Труды фенологического совещания. Л. — Раус Л. К. (1970). О значении фенологических исследований дикорастущих ягодников для прогнозирования урожая и определения срока сбора ягод. В кн.: Проблемы фенологического прогнозирования. Л. — Раус Л. К. (1972). К методике фенологического прогнозирования черники. В кн.: Вопросы индикационной фенологии и фенологического прогнозирования. Л. — Сезонная жизнь природы Русской равнины. (1969). Календари природы. 1939—1960. — Сезонная жизнь природы Русской равнины (1970). Дневники природы за 1962—1966 годы. — Сентемов В. В. (1971). Сроки зацветания и созревания плодов некоторых дикорастущих плодово-ягодных растений в Удмуртии. Раст. ресурсы, 7, 4. — Сентемов В. В. (1976). Продолжительность созревания плодов некоторых дикорастущих плодовых и ягодных растений Удмуртии. Раст. ресурсы, 12, 2. — Черкасов А. Ф., Л. А. Невский. (1972). К вопросу о прогнозировании урожая дикорастущих ягод. В кн.: Вопросы индикационной фенологии и фенологического прогнозирования. Л. — Шаброва С. И. (1970). Фенология цветения и плодоношения дикорастущих ягодников Украинского Полесья. В кн.: Проблемы фенологического прогнозирования. Л. — Шаброва С. И. (1972). Фенология цветения и плодоношения дикорастущих ягодников Украинского Полесья. В кн.: Вопросы индикационной

фенологии и фенологического прогнозирования. Л. — Шульц Г. Э. (1967). Интразональные фенологические параллели. Бот. ж., 52, 8. — Шульц Г. Э. (1972а). Индикационная фенология на современном этапе. Изв. ВГО, 104, 4. — Шульц Г. Э. (1972б). Из опыта фенологического картографирования. В кн.: Вопросы фенологического картографирования. ВГО. Л. — Шульц Г. Э. (1974). Экстразональные фенологические параллели. Бот. ж., 59, 2. — Шульц Г. Э., В. Н. Наугольнова. (1968). К вопросу о картировании сроков созревания семян и плодов растений. В кн.: Картографирование динамики географических явлений. Иркутск. — Шульц Г. Э., С. Д. Харина. (1966). Материалы к познанию широтных фенологических градиентов Русской равнины. В кн.: Докл. фенологич. сектора, вып. 2. (18). ВГО СССР. Л. — Юркевич И. Д. (1957). О малоизученных вопросах цветения и плодоношения древесных растений. Вестн. АН БССР, № 2.

Ижевский сельскохозяйственный институт. Получено 5 IX 1977.

УДК 581.9 (571.64)

К. Д. Степанова, В. Н. Ворошилов

НОВЫЕ МАТЕРИАЛЫ ПО ФЛОРЕ О. МОНЕРОН (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

K. D. STEPANOVA, V. N. VOROSHILOV. NEW MATERIALS ON THE FLORA OF MONERON ISLAND (THE SEA OF JAPAN)

Приведены новые материалы по флоре о. Монерон. Отмечено 12 не известных для острова видов. Дан критический анализ опубликованных материалов. Приведены списки новых сборов растений. Установлено, что после исправлений и дополнений флора о. Монерон содержит 460 видов высших сосудистых растений.

В 1973 и 1975 гг. геоботаническим отрядом Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра АН СССР проводились исследования биологической продуктивности луговых сообществ о. Монерон Сахалинской обл., одновременно изучалась флора острова. Стационарные полевые работы велись в течение двух вегетационных периодов, благодаря чему представилась возможность гербаризировать растения в разные сроки (весна, лето, осень) и получить сравнительно полные материалы по флоре острова.

Ранее флора о. Монерон изучалась японскими ботаниками (Tatewaki, Kimoto, 1932—1933; Сугавара, Маримото, 1936; Sugavara, 1937—1940). В 1949 г. остров посетил известный русский ботаник и географ М. Г. Попов (1950). В 1976 г. А. М. Черняева, Т. И. Нечаева и Л. М. Алексеева опубликовали список флоры острова, в который вошли материалы всех перечисленных выше исследователей, а также их сборы, проведенные в разные годы. Этот список содержит 448 видов, из которых 298 собраны указанными авторами, а 150 известны из литературных источников, главным образом японских.

Нами собрано 333 вида, из них 12 новых для острова, для 66 видов подтверждены старые сборы японских исследователей и для 255 видов — сборы исследователей разных лет, включая последние.

Полученные нами материалы позволили внести в список видов флоры острова изменения и уточнения. К флоре острова добавлено 24 вида, из них 12 новых для острова, собранных нами, и 12 указанных в литературе, но пропущенных авторами списка:

Typha latifolia L., *Alopecurus aequalis* Sobol., *Calamagrostis hakonensis* Franch. et Savat.*, [1] *Carex foliosissima* Fr. Schmidt *, *C. scabrinervia* Franch., *C. sikokiana* Franch. et Savat., *Juncus haenkei* E. Mey.*, *Allium schoenoprasum* L., *Lloydia triflora* (Ledeb.) Baker *, *Poligonum dumetorum*

---

[1] Звездочкой отмечены виды, упоминавшиеся в литературе прежними авторами, остальные 12 собраны нами как новые для острова.

L.*, *P. sachalinense* Fr. Schmidt, *Ranunculus repens* L., *Thalictrum sachalinense* Lecoy.*, *Papaver somniferum* L., *Geum fauriei* Levl.*, *Trifolium hybridum* L., *Oxytropis megalantha* Boissieu*, *Galeopsis bifida* Boenn.*, *Veronica americana* (Raf.) Schwein. et Benth.*, *Galium aparine* L.*, *Lonicera edulis* Turcz. ex. Freyn*, *Diervilla middendorfiana* Carr., *Schizopepon bryonifolius* Maxim., *Cotula coronifolia* L.

К. Д. Степанова собрала 66 видов, подтверждающих старые сборы японских исследователей, на которые ссылаются авторы списка, но они их не собирали. Это следующие виды:

Dryopteris amurensis Christ., *Coniogramme intermedia* Hieron., *Polypodium virginianum* L., *Ophiglossum vulgatum* L., *Equisetum palustre* L., *Echinochloa crus-galli* (L.) Roem. et Schult., *Setaria viridis* (L.) Beauv., *Hierochloë sachalinensis* (Printz) Worosch., *Stipa extremiorientalis* Hara, *Calamagrostis urelutra* Hack., *Dactylis glomerata* L., *Poa radula* Franch. et Savat., *Puccinellia pumila* (Vasey) Hitchc., *Carex microtricha* Franch., *C. rhynchophysa* C. A. Mey., *C. sabynensis* Less. ex Kunth, *C. sadoensis* Franch., *C. tenuiformis* Levl. et Vant., *Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej., *Tofieldia nutans* Willd. ex Schult., *Veratrum oxysepalum* Turcz., *Allium strictum* Schrad., *Lilium pensylvanicum* Ker-Gawl., *Lloydia serotina* (L). Reichb., *Majanthemum bifolium* (L.) DC., *Iris setosa* Pall. ex Link, *Cypripedium macranthum* Sw., *Alnus hirsuta* Turcz. ex Rupr., *Rumex montanus* Desf., *R. obtusifolius* L., *Polygonum pacificum* Petrov ex Kom., *P. viviparum* L., *Stellaria radians* L., *Spergula sativa* Boen., *Silene repens* Patr., *Sisimbrium officinale* (L). Scop., *Brassica campestris* L., *B. juncea* (L.) Czern., *Cardamine impatiens* L., *C. regeliana* Miq., *Arabis glauca* Boissieu, *A. japonica* A. Gray, *Orostachys aggregata* (Makino) Hara, *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Rubus sachalinensis* Levl., *Astragalus sachalinensis* Bunge, *Euonymus sachalinensis* (Fr. Schmidt) Maxim., *Circea cordata* Royle, *Anthriscus aemula* (Woron.) Schischk., *Bupleurum triradiatum* Adams ex Hoffm., *Aegopodium alpestre* Ledeb., *Angelica genuflexa* Nutt. ex Torr. et Gray, *A. gmelini* (DC.) M. Pimen., *Primula farinosa* L., *Vaccinium mallii* A. Gray, *Cynanchum inamoenum* (Maxim.) Loes., *Stachys bacalensis* Fisch. ex Benth., *Solanum nigrum* L., *Pedicularis venusta* Bunge, *Plantago major* L., *Patrinia sibirica* (L.) Juss., *Ligularia fischeri* (Ledeb.) Turcz., *Sonchus asper* (L.) Hill, *Crepis hokkaidoensis* Babcock.

Исключено из списка флоры острова 13 видов как не встречающихся там или отнесенных нами в синонимы к другим видам, или как взаимоисключающих друг друга на территории острова:

Poa stenantha, *Hedisarum komarovii* — не встречаются;

Poa strictula, *Poa palustris* — синонимы;

Calamagrostis purpurascens — *C. urelutra*, *Festuca acuta* — *F. rubra*, *Salix reinii* — *S. tontomussirensis*, *Thalictrum minus* — *T. thunbergii*, *Arabis stelleri* — *A. japonica*, *Sedum sachalinense* — *S. roseum*, *Saxifraga cherlerioides* — *S. rebunschirensis*, *Aruncus kamtchaticus* — *A. americanus*, *Cirsium kamtchaticum* — *C. weyrichii* — взаимоисключающие виды.

Исправлены названия у 11 видов, приведенных в списке: у 9 видов — на приоритетные, у 2 видов, которые были ошибочно определены:

Cystopteris filix-fragilis (L). Borb. — на *C. fragilis* (L.) Bernh.,

Dryopteris austriaca (Jacq.) Woynar. — *D. lanceolato-cristata* (Hoffm.) Alst.,

Digraphis arundinacea (L). Trin. — *Phalaroides arundinaceus* (L). Rausch.,

Phragmites communis Trin. — *P. australis* (Cav.) Trin. ex Steud.,

Puccinellia kurilensis (Takeda) Honda — *P. pumila* (Vasey) Hitchc.,

Lilium dahuricum Ker-Gawl. — *L. pensylvanicum* Ker-Gawl.,

Salix sachalinensis Fr. Schmidt. — *S. udensis* Trautv. et Mey.,

Cerastium caespitosum Gilib. — *C. vulgatum* L.,

Tofieldia nutans Willd. ex Schult. — *T. coccinea* Richards., как приоритетные;

Agrostis hiemalis (Walt.) Britt. — на *A. scabra* Willd.,

Rorippa islandica (Oeder) Borb. — на *R. palustris* (L.) Bess. — ошибочно определенные.

При учете приведенных исправлений и добавлений флора о. Монерон содержит 460 видов высших сосудистых растений, из них 60 видов деревьев, кустарников и кустарничков.

ЛИТЕРАТУРА

Попов М. Г. (1950). Растительность о. Монерон (Японское море). Бот. ж., 35, 4. — Черняева А. М., Т. И. Нечаева, Л. М. Алексеева. (1976). Флора о. Монерон. Аннотированный список. Сах. КНИИ ДВНЦ АН СССР. Новоалександровск. — Сугавара С., Т. Маримото. (1936). Отчеты об исследовании естественных памятников (заповедников). Губер. Ю. Сахалина, г. Тоёхара. — Sugavara Sh. (1937—1940). Illustrated flora of Saghalien, I—IV. Tokyo. — Tatewaki M., U. Kimoto. (1932—1933). Florula of the Island of Kaibato (Todomoshiri), I, II. Acta phytotax. et geobot. Kyoto, Japan.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 9 XI 1978.

УДК 581.9 : 674.032.475.3 (571.1/5)

А. П. Абаимов, Б. А. Карпель, И. Ю. Коропачинский

О ГРАНИЦАХ АРЕАЛОВ СИБИРСКИХ ВИДОВ ЛИСТВЕННИЦЫ

A. P. ABAIMOV, B. A. KARPEL, I. YU. KOROPACHINSKY. ON THE BOUNDARIES OF SIBERIAN LARCH SPECIES AREAS

На основе критического анализа имеющейся в литературе информации и проведенных исследований составлена карта ареалов сибирских видов лиственницы. Установлено, что в зоне контакта лиственницы Гмелина и Каяндера образуют полосу переходных гибридных форм, достигающую на юге ширины около 600 км. Общая площадь, занимаемая гибридными популяциями на стыке ареалов сибирских видов лиственницы, составляет около 870 тыс. км^2.

География и систематика сибирских видов лиственницы является объектом пристального внимания ботаников в течение более ста лет. Однако первая попытка дать общий обзор видов и понять их происхождение была сделана лишь в 1924 г. В. Н. Сукачевым.

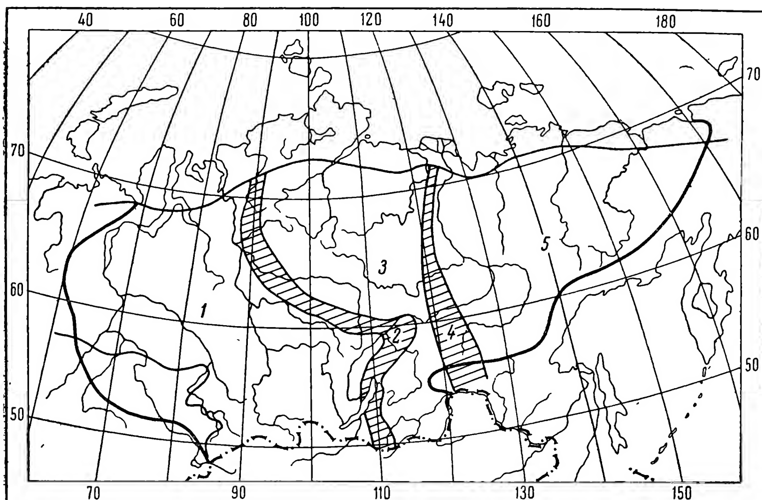
Впоследствии специальные исследования проводились Б. П. Колесниковым (1946), Н. В. Дылисом (1947, 1961), Е. Г. Бобровым (1972, 1978) и др. Результаты этих работ были в разное время опубликованы и сейчас хорошо известны специалистам.

В настоящей статье нет необходимости подробно излагать историю изучения сибирских видов лиственницы и описания разными авторами их систематики и географии, так как эти сведения можно найти в вышедших недавно работах Боброва (1972, 1978).

В то же время, несмотря на, казалось бы, хорошую их изученность, все еще существуют ошибочные представления о границах ареалов и высказываются сомнения относительно целесообразности сохранения в качестве самостоятельных видов *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. и *Larix cajanderi* Mayr, хотя в работах Боброва (1972, 1978) последнее доказывается достаточно убедительно.

Проведенное нами в последние годы изучение сибирских видов лиственницы и анализ всех накопленных к настоящему моменту сведений позволяют высказать свое мнение относительно поставленных выше вопросов.

Наиболее изученным среди сибирских видов является *Larix sibirica* Ledeb., ареал которого охватывает территорию Средней и Западной Сибири с общей площадью около 3.3 млн. км^2. География ее изучена достаточно хорошо, и, пожалуй, лишь северо-западная граница ареала требует



Ареалы сибирских видов лиственницы.

1 — Larix sibirica, 2 — гибридные формы в полосе контакта ареалов *L. sibirica* и *L. gmelinii (L.× czekanovskii), 3 — Larix gmelinii, 4 —* гибридные формы в полосе контакта ареалов *L. gmelinii* и *L. cajanderi, 5 — L. cajanderi.*

более тщательного изучения. На востоке *Larix sibirica* входит в контакт с *Larix gmelinii*, образуя полосу переходных гибридных форм. Эта полоса гибридов (*L.×czekanovskii* Szafer) занимает площадь примерно в 515 тыс. км², что составляет около 10% общей площади, занятой ареалами гибридизирующих видов. Интрогрессивная гибридизация между этими видами подробно описана в ряде работ (Дылис, 1959; Коропачинский, Милютин, 1964; Милютин, Кутафьев, 1967; Круклис, Милютин, 1977; Бобров, 1978, и др.). Вместе с тем следует отметить, что в литературе до настоящего времени приводятся ошибочные сведения о восточной границе ареала *L. sibirica* (Бобров, 1978, и др.). Вследствие этого мы считаем целесообразным еще раз опубликовать карту с нанесением границ ареалов всех сибирских видов лиственниц, и в том числе *L. sibirica*. На характеристике этой границы мы не останавливаемся, так как она показана на рисунке.

Изучение изменчивости *L. gmelinii* и *L. cajanderi* в различных районах Сибири показывает, что основной диагностический признак, позволяющий различить эти виды (угол отклонения семенных чешуй от оси шишки), имеет четко выраженную географическую зависимость, что дает основание согласиться с Е. Г. Бобровым и считать их бесспорно самостоятельными и достаточно хорошо географически и морфологически обособленными видами. Кроме того, этот признак имеет большой экологический смысл. У лиственницы Гмелина полное раскрывание чешуй не происходит и в результате этого часть семян в шишках сохраняется до четырех лет (Карпель, Медведева, 1977), а у лиственницы Каяндера полный вылет семян в сухую погоду происходит в течение нескольких дней. Учитывая периодичность плодоношения этих видов, когда урожайные годы часто сменяются почти полным отсутствием семян, эти качества приобретают большое лесохозяйственное значение, так как в древостоях, образованных лиственницей Гмелина, существует постоянный запас семян, а в древостоях из лиственницы Каяндера он есть лишь в урожайные годы, да и то в течение весьма ограниченного времени. Совершенно ясно, что не считаться с этими их особенностями нельзя.

Изучение изменчивости этих двух видов на стыке ареалов показывает, что они также образуют полосу переходных гибридных форм, которая на юге достигает ширины 600 км, а общая площадь, занятая этой полосой, составляет примерно 350 тыс. км², т. е. больше 7% общей площади ареалов гибридизирующих видов. Полученные нами в процессе полевых работ

сведения полностью меняют представление о границе между этими видами (Дылис, 1961; Бобров, 1972, 1978). На ее детальной характеристике мы также не останавливаемся, так как об этом дает достаточно ясное представление карта, на которую мы уже ссылались (см. рисунок). Следует лишь отметить значительное расширение полосы гибридных форм по мере продвижения к югу. Объясняется это, очевидно, тем, что в южных районах Сибири эти виды растут в горах, где различные высотные пояса резко отличаются по своей почвенно-климатической характеристике. Имея бесспорно различную экологию, эти два вида распределяются по разным высотным поясам. В частности, *L. cajanderi* проникает далеко на запад вдоль верхней границы лесного пояса, а *L. gmelinii* — на восток по элементам рельефа, имеющим меньшие абсолютные высоты, и, следовательно, характеризующимся более мягким климатом и более теплыми почвами. Аналогичное явление было нами ранее отмечено при изучении гибридных популяций лиственницы в полосе контакта *L. sibirica* и *L. daurica* в Прибайкалье (Коропачинский, Милютин, 1964).

Наименее изученной остается восточная граница *L. cajanderi*, которая, очевидно, проходит непосредственно вдоль побережья Охотского моря. Для окончательного решения этого вопроса необходимы специальные исследования. Очень сложные взаимоотношения, требующие также изучения, существуют и между *L. cajanderi* и дальневосточными видами лиственницы на юго-востоке.

Обобщая все изложенное выше, можно сделать следующие выводы: в пределах границ Сибири растут три вида лиственницы: *Larix sibirica* с общей площадью ареала около 3.3 млн. км^2, *L. gmelinii*, занимающая территорию в 1.9 млн. км^2, и *L. cajanderi* с ареалом примерно в 2.6 млн. км^2. На стыке этих видов идет интенсивная гибридизация, при этом гибридными популяциями занята территория в общей сложности около 870 тыс. км^2, что составляет примерно 11% общей площади (7.8 млн. км^2), занятой всеми сибирскими видами лиственницы.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. (1972). История и систематика лиственниц. Комаровские чтения, XXV, Л. — Бобров Е. Г. (1978). Лесообразующие хвойные СССР. — Дылис Н. В. (1947). Сибирская лиственница. — Дылис Н. В. (1959). О генетико-селекционном и ботанико-географическом значении контакта ареалов лиственниц сибирской и даурской. В кн.: Сообщ. Института леса АН СССР, 11. М. — Дылис Н. В. (1961). Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. — Карпель Б. А., Н. С. Медведева. (1977). Плодоношение лиственницы даурской в Якутии. — Колесников Б. П. (1946). К систематике и истории развития лиственниц секции *Pauciseriales* Patschke. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, 2. М. — Коропачинский И. Ю., Л. И. Милютин. (1964). Интрогрессивная гибридизация лиственниц сибирской и даурской в южной части их ареалов. В кн.: Селекция древесных пород в Восточной Сибири. М. — Круклис М. В., Л. И. Милютин. (1977). Лиственница Чекановского. — Милютин Л. И., В. П. Кутафьев. (1967). О границе между ареалами лиственниц сибирской и даурской. Изв. СО АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 10, 2. — Сукачев В. Н. (1924). К истории развития лиственниц. В кн.: Лесное дело. М.—Л.

Институт леса и древесины
им. В. Н. Сукачева СО АН СССР,
Красноярск.

Получено 20 III 1979.

УДК 581. 9 (251) (470.326)

М. А. Бухало

О ДИКОРАСТУЩЕЙ ФЛОРЕ ТАМБОВСКОЙ РАВНИНЫ

M. A. BUKHALO. ON THE WILD FLORA OF TAMBOV DISTRICT

Подводится итог двенадцатилетних исследований флоры Тамбовской равнины (Тамбовской обл.), в современный состав которой, по данным автора, входит 1261 вид. Дается систематический, экологический, эколого-фитоценотический анализ флоры. Выявлена, по Жаккару, флористическая общность Тамбовской равнины с территориями Черноземного центра и смежных с Тамбовской равниной областей.

Углубленное изучение растительного покрова с целью ботанико-географического районирования, а также наиболее эффективного его использования для нужд человека является одной из неотложных задач современной ботанической науки. Начинается оно чаще всего с составления полного списка видов, произрастающих на определенной территории, ограниченной административными или природными границами, как, например, территория Тамбовской равнины.

Для этой территории до сего времени нет полного списка флоры, не было и ее анализа, но только анализ может показать истинное богатство флоры и выявить ее характерные черты. Наша работа, не претендуя на исчерпывающую флористическую характеристику Тамбовской равнины, восполняет имеющийся пробел в характеристике района Центра европейской части СССР.

Физико-географические условия Тамбовской равнины

Тамбовская равнина, на которой расположена Тамбовская обл., территориально ей соответствующая, занимает центральную часть Окско-Донской низменности. По А. В. Еремину (1966), геологическую основу равнины составляют складчатый фундамент из древнейших архейских и протерозойских пород и осадочный чехол из более молодых позднепротерозойских, палеозойских, мезозойских и кайнозойских отложений. Докембрийские породы складчатого фундамента залегают на глубине до 500 м в западной части и до 3 км в восточной части равнины. Они представлены кварцево-палеошпатовыми гнейсами, гранитогнейсами, гранитами, сланцами. Наиболее древние отложения осадочного чехла состоят из песчаника с прослоями аргилитов, алевритов и доломитов. Мезозойские отложения осадочного чехла состоят из терригенных песчано-глинистых отложений с подчиненным развитием биохемогенных кремнистых и фосфатных разностей, встречающихся чаще в восточной части Тамбовской равнины. Третичные отложения перекрыты Тамбовской свитой из песков и алевритов с прослоями глин. Четвертичные отложения, состоящие из континентальных песчано-глинистых фаций, покрывают почти сплошным чехлом всю территорию равнины. Они представлены в основном мореной Днепровского оледенения из суглинков и глин. Четвертичные отложения перекрыты лёссовидными послеледниковыми суглинками, которые являются основными материнскими породами для почвенного покрова.

Поверхность Тамбовской равнины довольно холмистая и расчлененная. По А. И. Спиридонову (1953), современный рельеф равнины возник в результате длительного речного размыва и речной аккумуляции, а также склонового смыва и склоновой аккумуляции. Через равнину проходит Волго-Донской водораздел, который расчленяет ее на два самостоятельных водостока: бассейн Волги и бассейн Дона. Наибольшие высоты поверхности (200 м над ур. м.) отмечены на водоразделе западнее г. Тамбова (между верховьями рек Челновой, Липовицей, Матырой) и в его восточной части (200—221 м над ур. м.) на участке Цна—Ворона. Тамбовскую равнину пересекают реки и речки. Много на равнине естественных озер, водных ключей и искусственных прудов.

Почвы равнины в основном черноземные различной мощности и степени оподзоливания. В северной водораздельной половине преимущественно залегают выщелоченные черноземы, а типичные мощные черноземы занимают южную водораздельную часть, кроме долин рек и балок. На водоразделах имеются серые лесные почвы, расположенные главным образом на правобережьях рек Цны, Челновой, Воронежа, Вороны. Весьма разнообразны почвы пойм рек. Здесь встречаются пойменные слоистые, зернистые пойменные, лугово-черноземные, лугово-болотные, перегнойно-глеевые почвы и пятна солонцеватых почв.

Климат умеренно-континентальный с весьма неравномерным выпадением осадков по годам (от 200 до 700 мм). Средняя температура июля 19—20.5, января — от 10 до —11.5°.

Благоприятное географическое положение Тамбовской равнины, богатство материнских пород и почв, значительное обводнение территории, ее большая расчлененность, сухой и сравнительно теплый климат создали весьма благоприятные условия для произрастания здесь довольно разнообразного растительного покрова (Литвинов, 1884, 1885—1888; Алехин, 1915, 1918, 1921, 1925а, б; Прозоровский, 1949; Горелов, Рубцова, 1972; Желтов, Горелов, 1976).

Дикорастущая растительность слагается лесами, лугами, болотами и различными ценозами в водоемах. Кроме того, имеются незначительные по размерам фрагменты степей, занимающие неудобные для распашки участки земли. Также разнообразна и богата флора.

Краткая история флористических исследований Тамбовской равнины

История изучения флоры Тамбовской равнины насчитывает более двух веков. Из дореволюционных исследователей флоры Тамбовской равнины следует упомянуть И. А. Фалька (Falk, 1786), К. А. Мейера (Meyer, 1844, 1854а, б), Х. П. Козлова (1854), В. Х. Феоктистова (1860), А. Петунникова (1865), Э. Икавитца (1865), В. Вяземского (1870), Л. А. Воейкова (1872), Д. А. Кожевникова (1876, 1903), О. А. Игнатьева (1884), Д. И. Литвинова (1885—1888), Д. К. Глинку (1895), С. Н. Никитина (Никитин и др., 1905), В. В. Алехина (1915, 1916). Сведения об этой флоре имеются у других исследователей, не занимавшихся ею специально (Семенов-Тян-Шанский, 1851; Флеров, 1906—1907, 1908, 1910, и др.). Среди перечисленных авторов наиболее полные сводки по флоре Тамбовской равнины дали В. П. Семенов-Тян-Шанский (820 видов), В. В. Алехин (1107 видов) и Д. И. Литвинов (1115 видов). В послеоктябрьский период появилось сравнительно небольшое число работ, посвященных изучению только этой флоры. В. Л. Некрасова (1918) исследовала Липецкий уезд Тамбовской губернии; о новых находках здесь видов растений пишет П. А. Смирнов (1921, 1923); продолжал свои исследования В. В. Алехин (1925а, б). После значительного перерыва флора Тамбовской равнины стала объектом исследования ботаников Тамбовского государственного педагогического института (Линд, 1954; Горелов, Рубцова, 1966, 1972; Бухало, 1969, 1972; Курьянова, Дубенская, 1976; И. Рубцова, Е. Рубцова, 1976). Сведения о флоре Тамбовской равнины можно найти также у С. Голицына (1932), П. А. Смирнова (1940), Е. М. Лавренко (1952), Н. С. Камышева (1959, 1978), П. Ф. Маевского (1964), К. Ф. Хмелева (1968, 1971), С. И. Машкина (1971), К. И. Александровой и др. (1975). Среди указанных работ послеоктябрьского периода только у П. Ф. Маевского имеется наиболее полный список флоры Тамбовской обл., который включает 1242 вида.

Анализ флоры Тамбовской равнины

За двенадцать лет исследований нами были собраны представители 1261 видов растений из всех типов леса, различных группировок лугов, болот, водоемов и всех сохранившихся фрагментов степей; также были собраны

сорные растения. Все эти виды распределяются по 102 семействам, 476 родам. Для определения использовали в основном сводку П. Ф. Маевского (1964), а также в некоторых случаях — «Флору СССР» (1934—1964, ТТ. I—XXX). Злаки определяли по Н. Н. Цвелеву (1976).

Среди собранных видов: высших споровых растений — 25/5,[1] голосемянных — 2/2, цветковых — 1234/95. Среди цветковых растений: однодольных — 293/17, двудольных — 941/78. В процентном отношении эти показатели составляют: споровые — 2, голосемянные — 0.1, цветковые — 97.9, из последних — однодольных 23.7, двудольных — 76.3. В дикорастущем состоянии отмечены: 38 видов деревьев, 40 видов кустарников, 1183 вида травянистых растений вместе с полукустарниками и кустарничками, что составляет соответственно 3, 3.1 и 3.9% от общего числа видов флоры. Флористическая пропорция 1 : 4.7 : 12.4. Основные семейства, выделенные по числу составляющих их видов, даны в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Основные семейства флоры Тамбовской равнины

Семейство	Число родов	Процент от общего числа родов равнины	Число видов	Процент от общего числа видов равнины
Asteraceae	51	10.7	174	13.8
Poaceae	46	9.6	120	9.5
Cyperaceae	10	2.1	68	5.4
Rosaceae	20	4.2	65	5.2
Brassicaceae	32	6.7	64	5.1
Fabaceae	16	3.3	60	4.9
Caryophyllaceae	22	4.6	59	4.7
Lamiaceae	24	5.0	51	4.0
Scrophulariaceae	11	2.3	50	4.0
Apiaceae	32	6.7	41	3.3
Всего по вышеприведенным десяти семействам . . .	264	55.2	752	59.9
Ranunculaceae	15	3.2	38	3.0
Polygonaceae	3	0.6	31	2.5
Liliaceae	16	3.3	28	2.2
Boraginaceae	15	3.2	25	2.0
Chenopodiaceae	11	2.3	25	2.0
Orchidaceae	14	3.0	19	1.5
Salicaceae	2	0.4	17	1.2
Violaceae	1	0.2	17	1.2
Всего по остальным семействам	77	16.2	200	15.6
Итого	341	71.4	952	75.5

Как видно из таблицы, только 18 семейств из 102 являются основными в дикорастущей флоре Тамбовской равнины, на них приходится более $^2/_3$ всей флоры этой территории. Эти же семейства объединяют и большую часть родов (71.4%). Следует отметить и тот факт, что число видов первых десяти основных семейств тоже составляет $^2/_3$ от флоры всех основных семейств, или 79%. Эти же семейства свойственны Бореальной флористической области (Толмачев, 1970); набор их сходен с таковым и для европейской части СССР (Малышев, 1972), но порядок их расположения по числу видов несколько отличен. На остальные 84 семейства, содержащие от 1 до 14 видов, приходится только 309 видов, или 24.5% от всей флоры.

Явная неравномерность распределения видов отмечена нами по родам, среди которых только 25 из 476 можно считать полиморфными (табл. 2). На остальные 451 род приходится 901 вид, или 71.3% от всей флоры.

[1] В знаменателе — число семейств.

ТАБЛИЦА 2

Основные роды флоры Тамбовской равнины

Род	Число видов	Процент от всей флоры	Род	Число видов	Процент от всей флоры
Carex	50	4.0	*Centaurea*	12	0.9
Hieracium	22	1.8	*Trifolium*	12	0.9
Veronica	21	1.8	*Campanula*	11	0.9
Potentilla	17	1.4	*Peucedanum*	11	0.9
Polygonum	17	1.4	*Silene*	11	0.9
Viola	17	1.4	*Cirsium*	10	0.8
Ranunculus	15	1.2	*Stipa*	10	0.8
Alchemilla	14	1.1	*Allium*	9	0.7
Artemisia	14	1.1	*Euphorbia*	9	0.7
Salix	14	1.1	*Galium*	9	0.7
Potamogeton	13	1.0	*Poa*	9	0.7
Rumex	13	1.0	*Dianthus*	8	0.6
Astragalus	12	0.9			
			Итого	360	28.7

ТАБЛИЦА 3

Экологическая характеристика флоры Тамбовской равнины

Жизненная форма	Число видов	Процент от общей суммы видов равнины	Процент от общей суммы монокарпиков	Процент от общей суммы поликарпиков
МОНОКАРПИКИ	331	26.2	—	—
Однолетники	200	15.9	60.3	—
Двулетники	85	6.7	25.7	—
Однолетники и двулетники	35	2.8	10.5	—
Двулетники и многолетники	5	0.4	1.5	—
Однолетники и многолетники	3	0.2	1.0	—
Однолетники, двулетники и многолетники	3	0.2	1.0	—
ПОЛИКАРПИКИ	930	73.8	—	—
Древесные и частично одревесневшие	120	9.6	—	13.0
Деревья	38	3.0	—	4.1
Кустарники	40	3.1	—	4.3
Кустарнички	18	1.6	—	2.0
Полукустарники	24	1.9	—	2.6
Травянистые	810	64.2	—	87.0
Кистекорневые и короткокорневищные	254	20.2/31.4 *	—	27.3
Длиннокорневищные и столонообразующие	184	14.6/22.7	—	19.9
Стержнекорневые и корнеотпрысковые	211	16.7/26.0	—	22.6
Рыхлокустовые	72	5.7/8.9	—	7.7
Плотнокустовые	49	3.9/6.0	—	5.3
Клубневые	22	1.7/2.7	—	2.3
Луковичные	18	1.4/2.3	—	1.9
Всего по основным жизненным формам	1261	100	100	100

* Знаменатель указывает процент от общей суммы видов травянистых поликарпиков.

Эти роды включают от 1 до 4 видов, причем 256 из них имеют по одному виду.

Набор основных родов, так же как и порядок их следования в табл. 2, существенно отличается от таковых, приведенных для европейской части СССР (Малышев, 1972), но довольно сходен с данными по Липецкой и Во-

ронежской областям (Камышев, Хмелев, 1972, 1976). Отличие состоит только в том, что в первый десяток основных родов этих областей входят роды *Agropyron*, *Rosa*, а в Воронежской обл. еще и *Astragalus* вместо рода *Rosa*.

Весьма разнообразна дикорастущая флора Тамбовской равнины и по составу жизненных форм, которые мы понимаем в смысле И. Г. Серебрякова (1962) (табл. 3).

Анализ данных табл. 3 показывает, что среди высших споровых и цветковых растений флоры Тамбовской равнины преобладают травянистые поликарпики и главным образом поликарпики с неподвижной и мало подвижной корневой системой. Ю. Н. Нешатаев и В. Г. Плавников (1974) считают эту особенность флоры важным доказательством большой сложности дубрав Среднерусской лесостепи. Наши данные вполне согласуются с этим выводом. Во флоре Тамбовской равнины первое место принадлежит кистекорневым и короткокорневищным, второе — стержнекорневым и корнеотпрысковым и третье — длиннокорневищным и столонообразующим травянистым поликарпикам. Л. И. Казакевич (по Серебрякову, 1962) склонен считать преобладание стержнекорневых и корневищных форм в любой флоре подтверждением ее гумидности. Данные табл. 3 указывают на гумидный характер флоры Тамбовской равнины. Это подтверждают и эколого-фитоценотические данные (табл. 4). Монокарпики составляют более четверти всей анализируемой флоры. По числу видов их примерно столько же, сколько во флоре Курской обл. (Маевский, 1964).

Благоприятный комплекс физико-географических условий Тамбовской равнины весьма способствовал проникновению сюда видов различных эколого-фитоценотических групп растений (табл. 4).

Во флоре Тамбовской равнины наиболее многочисленными оказались две эколого-фитоценотические группы: виды лесных и виды луговых ценозов. Довольно многочисленна и группа степных видов. Такое сочетание эколого-фитоценотических групп характерно для лесостепной зоны, куда и относится Тамбовская равнина. Тем не менее гумидные виды являются господствующими. Кроме того, если считать группировки лугов и болот

ТАБЛИЦА 4

Эколого-фитоценотическая характеристика флоры Тамбовской равнины

	Число видов	Процент от всей флоры
Виды лесов	308	24.4
Лиственный	157	12.5
Хвойный	130	10.3
Смешанный	21	1.6
Виды кустарниковых зарослей	42	3.4
Виды лугов	253	20.0
Заболоченный	123	9.8
Сухой	130	10.2
Виды болот	46	3.6
Низинные	24	1.9
Верховые	22	1.7
Виды степи	208	16.6
Виды солонцеватых лугов	35	2.8
Виды псаммофитных группировок	69	5.4
Виды сорных растений	170	13.5
Рудеральные	93	7.4
Сегетальные	77	6.1
Виды водных и прибрежных растений	130	10.3
Погруженные и плавающие	34	2.7
Прибрежно-водные	96	7.6
Всего видов по основным группам	1261	100.0

более свойственными лесной зоне (Лазаренко, 1956), показатель гумидности флоры Тамбовской равнины значительно увеличится, т. е. число гумидных видов превысит число степных более чем в 3 раза. Предварительный анализ распределения флоры по географическим элементам тоже подтверждает эту особенность. Так, виды лесных растений вместе с видами группировок лугов и болот в сумме составляют 883 вида, или около 70% от всей флоры. Все это дает основание считать флору Тамбовской равнины гумидной в своей основе, а саму равнину — тяготеющей к северной лесостепи, или Среднерусской лесолуговой провинции, по Н. С. Камышеву (1964).

Довольно много в составе флоры и видов сорных растений. Обилие их объясняется, вероятно, давней культурой земледелия в черноземной полосе, и в частности на Тамбовской равнине. Н. Ф. Комаров (1951), например, пишет, что развитие растительного покрова черноземных степей шло под контролем человека с самого начала существования степной растительности. Человек, окультуривая степи под пашни, способствовал наряду с другими факторами расселению сорных трав. Достаточно отметить, что со времени выхода в свет «Флоры» Маевского (1964) во флоре Тамбовской равнины появилось 6 новых видов сорных растений, которые не вошли в этот труд. К ним относятся *Ambrosia artemisifolia* L., *Cyclachaena xantifolia* (Nutt.) Fresen., *Euphorbia cyparissias* L., *Galinsoga parviflora* Cav., *Helianthus maximiliana* Schrad., *Urtica cannabina* L.

Наши находки позволили расширить ареалы некоторых видов растений, впервые нами найденных на территории Тамбовской равнины. К ним относятся ранее отмеченные виды сорных растений, кроме *Cyclachaena xantifolia*, а также очень редкие здесь *Astragalus ucrainicus* M. Pop. et Klok. (?), *Elytrigia trichophora* (Link) Nevski, *Helictotrichon desertorum* (Less.) Pilger, *Clematis integrifolia*, L., *Potentilla alba* L., *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr., *Goniolimon tataricum* (L.) Loiss., *Hyacinthella leucophaea* (C. Koch) Schur, довольно редкие — *Cytisus lindemannii* V. Crecz., *C. austriacus* L. (?), *Inula aspera* Poir. и довольно обычные здесь — *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *Festuca pseudovina* Hack. et Wiesb., *Geranium divaricatum* Ehrh., *Medicago romanica* Prod., *Juncus gerardii* Loiss., *Viola matutina* Klok., *Scorzonera humilis* L.

Почти все перечисленные редкие виды хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, а некоторые из довольно обычных — в отделе природы Тамбовского областного краеведческого музея. Восемь видов, приводимых во «Флоре» П. Ф. Маевского (1964) для Тамбовской обл., нами здесь не найдены. Мы склонны считать их исчезнувшими с Тамбовской равнины или находящимися на грани своего полного исчезновения. Возможно также и то, что часть их была приведена по ошибке. К ним относятся *Acorus calamus* L., *Anthericum ramosum* L., *Circaea alpina* L., *Cypripedium calceolus* L., *C. guttatum* Sw., *Galeobdolon luteum* Huds., *Linum flavum* L., *Salvia glutinosa* L.

Чтобы выяснить степень флористического родства Тамбовской равнины с территориями Черноземного центра, а также со смежными с ней территориями, нами вычислены по обычной формуле Жаккара коэффициенты флористической общности (табл. 5).

Данные табл. 5 показывают высокую флористическую связь между сравниваемыми областями. Наиболее высокие коэффициенты флористической общности оказались с территориями Рязанской, Пензенской и Курской областей, хотя эти области различны по площади и географическому положению. Самая низкая общность флоры отмечена с территориями Саратовской и Воронежской областей, но в данном случае — это результат значительно большего богатства флоры указанных областей. По всей вероятности, территории Пензенской, Рязанской и Курской областей были интенсивными миграционными путями при формировании флоры Тамбовской равнины в послеледниковье или в конце этого периода. Кроме того, территории Пензенской и Курской областей могли быть источниками пополнения флоры Тамбовской равнины. Как известно, Среднерусская

ТАБЛИЦА 5

Коэффициенты флористической общности Тамбовской равнины с близлежащими территориями (по Жаккару)

Флористические показатели	Административные области, их площадь, тыс. км²							
	Тамбовская, 34.3	Белгородская, 27.1	Курская, 29.8	Липецкая, 24.1	Воронежская, 52.4	Рязанская, 39.6	Пензенская, 43.2	Саратовская, 100.2
Всего видов	1261	1266	1242	1228	1577	1053	1106	1467
Общие виды с тамбовской флорой		1048	1060	1028	1156	987	1015	1091
Коэффициенты флористической общности		0.71	0.74	0.70	0.69	0.74	0.75	0.67

Примечание: 1. Площади для областей взяты по БСЭ, тома 3 (1970), 5 (1971), 14 (1973), 19 (1975), 22 (1975), 25 (1975).

2. Тамбовская, Белгородская, Курская, Липецкая, Воронежская области входят в состав Центрально-Черноземного района; Липецкая, Воронежская, Рязанская, Пензенская, Саратовская являются смежными с Тамбовской обл.

3. Списки растений по Воронежской и Липецкой областям даны по Камышеву и Хмелеву (1972, 1976), для остальных, кроме Тамбовской, — по «Флоре» П. Ф. Маевского (1964).

и Приволжская возвышенности (на первой из них расположена Курская, на второй — Пензенская области) были ледниковыми убежищами аборигенной флоры, весьма обедненной ледником (Лавренко, 1930; Вульф, 1944; Комаров, 1951, и др.).

По мнению указанных авторов, на базе этого обедненного автохтонного ядра формировалась и флора прилежащих гляциальных территорий, в том числе Тамбовской равнины. Самый высокий коэффициент флористической общности с Пензенской областью поэтому легко объясним непосредственным вхождением на Тамбовскую равнину Приволжской возвышенности в виде ее Керенско-Чембарского отрога. Значительную общность флоры с Рязанской обл. мы объясняем сходной орографией и в определенной мере климатическими условиями. Но для нас остается неясным, почему именно Курская обл., не смежная с Тамбовской, оказалась столь же близка по флоре к Тамбовской равнине. Видимо, не случайно на флористическую близость бывших степей Тамбовской равнины (губернии) с Курскими степями указывал В. В. Алехин (1910). В целом данные табл. 5 подтверждают, что флора территорий, освобожденных когда-то от ледника, формировалась за счет ледниковых убежищ.

Анализируя данные табл. 5 и табл. 4, мы видим, что, с одной стороны, 883 гумидных вида (бореальные и неморальные вместе с болотными и луговыми) характеризуют Тамбовскую равнину как территорию, преимущественно тяготеющую к северной (лесолуговой) лесостепи, а с другой — более высокая общность видов в числовом выражении показывает тяготение ее к более засушливым южным областям — Воронежской и Саратовской. Такое несоответствие объясняется, по-видимому, прохождением через Тамбовскую равнину границы между двумя флористическими провинциями — Среднерусской лесолуговой и Среднерусской лесостепной (Камышев, 1964). Эти провинции именуются соответственно подзонами северной и типичной лесостепи (География Тамбовской обл., 1973, с. 39—47). Такому подразделению равнины не противоречат наши находки таких видов типичной лесостепи, как *Goniolimon tataricum*, *Hyacinthella leucophaea*, *Stipa lessingiana*, *Helictotrichon desertorum*, *Elytrigia trichophora*. Однако граница эта должна проходить не по прямой через Градский Умет на Знаменку и далее на Грязи, ибо второй вид мы нашли у с. Дмитриевка, т. е. гораздо севернее этой границы. Все остальные виды найдены южнее ее. Более же высокая общность видов флоры в числовом выражении с Воронежской обл. объясняется значительным числом общих лесостепных видов.

Для более полной флористической характеристики Тамбовской равнины следует сказать еще и о том, что здесь растут 76 видов, весьма редких для данной территории, часть из которых значатся редкими для флоры СССР. Этими видами являются, например, *Cephalaria litvinovii* Bobr.,

Epipogium aphyllum (E. W. Schmidt) Sw., *Orchis militaris* L., *Cephalanthera rubra* (L.) Rich.

Таким образом, дикорастущая флора Тамбовской равнины мало своеобразна. Для нее характерны гумидность, обилие родов с малым числом видов, преобладание видов семейств *Asteraceae*, *Poaceae*, *Cyperaceae* и видов родов *Carex*, *Hieracium*, *Polygonum*, *Potentilla*, *Viola*, *Ranunculus*, *Veronica*. В этой флоре нет древних реликтов и тем более эндемиков. Кроме того, Тамбовской равнине свойственна более значительная флористическая общность с Рязанской, Пензенской и Курской областями и преимущественная ботанико-географическая близость к Среднерусской лесолуговой провинции (Камышев, 1964).

В заключение автор считает своим долгом выразить сердечную благодарность и признательность заведующему сектором европейской части Гербария БИН АН СССР Н. Н. Цвелеву, любезно просмотревшему значительную часть собранного нами гербария, сделавшему при этом ценные замечания. Автор искренне благодарен также Р. В. Камелину за полезные указания.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова К. И., Г. И. Барабаш, Г. М. Канаева, Н. С. Камышев. (1975). Определитель сорняков Центрального Черноземья. — Алехин В. В. (1910). Казацкая степь Курского уезда в связи с окружающей местностью. Тр. СПб. общ. естествоисп., 41, 3. — Алехин В. В. (1915). Введение во флору Тамбовской губернии. Ботанический очерк. — Алехин В. В. (1916). Последние 30 лет в исследовании Тамбовской флоры. — Алехин В. В. (1918). Тамбовские степи и их варианты. Матер. к позн. фауны и фл. Росс. империи, отд. бот., VIII. — Алехин В. В. (1921). Лотаревская степь Усманского уезда Тамбовской губернии. В кн.: Дневник I Всерос. съезда русск. бот. в Петрограде в 1921 г., 4. — Алехин В. В. (1925а). Новейшие материалы по флоре Тамбовской губернии. Бюл. МОИП, отд. биол., нов. сер., 33, 1—2. — Алехин В. В. (1925б). Растительный покров Центрально-Черноземной области. — Бухало М. А. (1969). «Татарский вал» — природный памятник Тамбовщины. Вопр. вузовск. и школьного краеведения. — Бухало М. А. (1972). Виды дикой флоры Тамбовской области, пригодные для озеленения. Биол. сб. Тамбов. — Воейков Л. А. (1872). Сборник материалов для описания Тамбовской губернии. СПб. — Вульф Е. Ф. (1944). Историческая география растений. История флор Земного шара. — Вяземский В. (1870). Перечень растений, собранных в Елатомском уезде Тамбовской губернии. Бюл. импер. общ. натур. Москвы, 63, 1. — География Тамбовской области. (1973). — Глинка Д. К. (1895). Почвенно-геологические исследования в Козловском уезде Тамбовской губернии. Матер. по изуч. русск. почв, 9. — Голицын С. В. (1932). Деревья и кустарники ЦЧО. Введение в их изучение и использование. — Горелов Б. Б. (1965). Луга, парки, экзотическая растительность Тамбовской области. В кн.: Тамбовская обл. Воронеж. — Горелов Б. Б., И. Д. Рубцова. (1966). Карта лекарственных растений Тамбовской области. Атлас Тамб. обл. — Горелов Б. Б., И. Д. Рубцова. (1972). Растительность Тамбовской области и ее охрана. В кн.: Беречь и приумножать растительные богатства Тамбовщины. Воронеж. — Горелов Б. Б., Н. А. Правaламская. (1972). Сохраним и умножим редкие и экзотические растения нашей области. В кн.: Беречь и приумножать растительные богатства Тамбовщины. Воронеж. — Григорьев С. (1898). К флоре северной границы чернозема. Тр. общ. естествоисп. при импер. Казан. унив., 32, 1. — Еремин А. В. (1966). Геология и полезные ископаемые Тамбовской области. — Желтов Н. М., Б. Б. Горелов. (1976). Растительность Тамбовской области. В кн.: Фл. и раст. Тамб. обл. Тамбов. — Игнатьев О. А. (1884). Материалы к флоре Тамбовской губернии. Тамбовский уезд. Бюл. импер. общ. натуралистов Москвы, 59, 1. — Икавитц Э. (1865). Медико-топографическое описание Тамбовской губернии. Доктор. дис., М. — Камышев Н. С. (1959). Определитель сорняков Центрально-черноземных областей. Воронеж. — Камышев Н. С. (1964). Опыт нового ботанико-географического районирования Центрально-черноземных областей. Бот. ж., 49, 8. — Камышев Н. С. (1978). Флора Центрального черноземья и ее анализ. — Камышев Н. С., К. Ф. Хмелев. (1972). Растительный покров Липецкой области. — Камышев Н. С., К. Ф. Хмелев. (1976). Растительный покров Воронежской области и его охрана. — Кожевников Д. А. (1876). Материалы к флоре Тамбовской губернии. Козловский уезд. Бюл. импер. общ. натуралистов Москвы, 69, 4. — Кожевников Д. А. (1903). Список семян, собранных и определенных Д. А. Кожевниковым. Тр. студ. кружка при импер. Моск. унив., 1. — Козлов Х. П. (1854). Наблюдение периодических явлений за 1853 год. Часть 1. Наблюдение над развитием растений в диком состоянии и в саду. Часть 2. Зап. Лебедянского общ. с./х. — Комаров Н. Ф. (1951). Этапы и факторы эволюции черноземных степей. — Космовский С. И. (1890). Ботанико-географический очерк западной части Пензенской губернии и список дикорастущих в ней семенных и споровых растений.

Матер. к позн. фауны и фл. Росс. империи, бот. отд., I. — Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. (1978). — Краснов А. И. (1884). Материалы для знакомства с флорой северной границы черноземного пространства. Тр. СПб. общ. естествоисп., 15, 2. — Курьянова А. Н., Л. М. Дубенская. (1976). Рудеральная флора, растительность и некоторые меры борьбы с ней в условиях Тамбовской области. В кн.: Фл. и раст. Тамб. обл., 1. Тамбов. — Лавренко Е. М. (1930). Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем. Журн. русск. бот. общ., 15, 4. — Лавренко Е. М. (1938). История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. Раст. СССР, I. — Лавренко Е. М. (1947). Европейско-сибирская лесостепная область. В кн.: Геоботаническое районирование СССР. М.— Л. — Лавренко Е. М. (1952). Растительность Центрально-черноземной области. В кн.: Центрально-черноземная обл. Воронеж. — Лазаренко О. С. (1956). Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу. Бот. ж. УРСР, 13, 1. — Линд А. Э. (1954). Ива дурнишниковая в Тамбовской области. Уч. зап. Тамб. гос. пед. инст., 5. — Литвинов Д. И. (1884). Очерк растительных формаций юго-восточной части Тамбовской губернии. Тр. СПб. общ. естествоисп., 14, 2. — Литвинов Д. И. (1885—1888). Список растений дико растущих в Тамбовской губернии. Бюл. МОИП, 1—4. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. Изд. 9-е. — Малышев Л. И. (1972). Флористические спектры Советского Союза. В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л. — Малышев Л. И. (1973). Флористическое районирование на основе количественных признаков. Бот. ж., 58, 11. — Машкин С. И. (1971). Дендрология Центрального черноземья (систематика, кариология, генезис, экология и использование местных и интродуцированных деревьев и кустарников), 1. — Некрасова В. Л. (1918). Список растений города Липецка Тамбовской губернии. Изв. Гл. бот. сада РСФСР, 38. — Нешатаев Ю. Н., В. Г. Плавников. (1974). Фитоценологический, флорогенетический, экологический анализ видового состава сосудистых растений Среднерусских лесостепных дубрав. Бот. ж., 59, 3. — Никитин С. Н., П. Е. Волорович, Г. П. Михайловский. (1905). Бассейны Цны, Савалы, Битюга. Тр. эксп. для исслед. источн. главн. рек Европейской России. СПб. — Перегудова Л. П. (1976). Природа и природные ресурсы Тамбовской области (указатель литературы). — Петунников А. (1865). Перечень дикорастущих растений Тамбовской губернии. Бюл. импер. общ. натуралистов Москвы, 38, 3. — Прозоровский Н. А. (1949). Очерк растительного покрова Центрально-Черноземной области (Воронежская, Курская, Орловская, Тамбовская). Вопр. геогр., 32, 13. — Рубцова И. Д., Т. Д. Донских. (1976). К истории изучения флоры и растительности Тамбовской области. Фл. и раст. Тамб. обл., 1. — Рубцова И. Д., Е. А. Рубцова. (1976). Лекарственные растения во флоре Тамбовской области. Фл. и раст. Тамб. обл., 1. — Семенов-Тян-Шанский В. П. (1851). Придонская флора в ее соотношениях с географическим распространением в Европейской России. СПб. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. — Смирнов П. А. (1921). Ямская степь под Тамбовом. Дневн. I всеросс. съезда русск. бот. в Петрограде в 1921 г., 5. — Смирнов П. А. (1923). Исследование флоры Тамбовской губернии в 1917—1921 гг. Журн. русск. бот. общ., 8. — Смирнов П. А. (1940). Флора и растительность Центрально-Черноземного промышленного района. Матер. к позн. фауны и фл. СССР. МОИП, отд. бот., нов. сер., 1/9. — Спиридонов А. И. (1953). Основные черты рельефа Черноземного центра. Вопр. геогр., 32, 13. — Тарачков А. Л. (1854). Каталог высушенных растений воронежской флоры. — Толмачев А. И. (1941). О количественной характеристике флор и флористических областей. — Толмачев А. И. (1970). О некоторых количественных соотношениях во флоре Земного шара. Вестн. ЛГУ, отд. биол., 15. — Феоктистов В. Х. (1860). Естественные произведения Тамбовской губернии. Журн. мин. внутр. дел, 1. — Флеров А. Ф. (1906—1907). Окская флора. Вып. 1, ч. 1—2. — Флеров А. Ф. (1908). Окская флора. Вып. 2, ч. 3. — Флеров А. Ф. (1910). Окская флора. Вып. 3. — Хмелев К. Ф. (1968). Флора болот бассейна р. Матыра. В кн.: Некоторые проблемы биологии и почвоведения. Воронеж. — Хмелев К. Ф. (1971). Краткая характеристика флоры и сфагновых болот средней части Окско-Донской низменности. Науч. зап. Воронеж. отд. ВБО. — Цвелев Н. Н. (1975). Злаки СССР. — Шмидт В. М. (1974). Количественные показатели в сравнительной флористике. Бот. ж., 59, 7. — Guldenstädt I. A. (1787). Reisen durch Russland und Caucasische Gebirge. Einige Worte über die Pflanzen aus Strecke zwischen Tambow und der Festung Novochopersk, 9. — Falk I. A. (1786). Beiträge zur topographischen Kenntnis des russischen Reiches. Einige Pflanzen mit Angabe der Steppen des Tambowischen Gouvernements, 3. — Meyer C. A. (1844). Florula provinciae Tambow oder Verzeichnis der im Gouvernements Tambow beobachteten Pflanzen. Beitr. zur Pflanzenkünde des Russ. Reiches, 17, 1. — Meyer C. A. (1854a). Verzeichnis einiger im Gouvernements Tambow beobachteten Pflanzen. Ein Nachtrag zu der Florula provinciae Tambov. Beitr. zur Pflanzenkünde des Russ. Reiches, 9. — Meyer C. A. (1854б). Zweiter Nachtrag zu der Florula von Tambow. Beitr. zur Pflanzenkünde des Russ. Reiches, 9.

Львов.

Получено 18 IX 1978.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.7 (47+57)

С. А. Дыренков

ВЫДЕЛЕНИЕ ЛЕСНЫХ РЕЗЕРВАТОВ В СИСТЕМЕ ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА

S. A. DYRENKOV. ESTABLISHMENT OF FOREST RESERVES IN THE SYSTEM OF FOREST MANAGEMENT

Сообщается о разработке положения о лесных резерватах, выделяемых при лесоустройстве в РСФСР в научных целях. В резерватах подлежат сохранению эталоны естественных лесных экосистем и образцы искусственных экосистем, представляющие собой лучшие результаты лесохозяйственной деятельности.

VI Делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества (12—17 IX 1978, Кишинев) уделил много внимания вопросам рационального использования и охраны лесной растительности, методам и формам резервации лесных экосистем («Тезисы докладов», 1978). Членам секции охраны растительного мира Научного Совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» Л. П. Рысину (Лаборатория лесоведения АН СССР, Москва) и С. А. Дыренкову (Ленинградский научно-исследовательский институт лесного хозяйства — ЛенНИИЛХ) было поручено разработать методические рекомендации и положение о лесных резерватах, которые следует выделять в системе лесного хозяйства РСФСР, и организовать их обсуждение. Лаборатория лесоведения АН СССР, согласно Постановлению Совета Министров РСФСР и плану научных исследований Государственного Комитета СССР по лесному хозяйству (Гослесхоз СССР), является ведущим учреждением при разработке темы «Охрана, ведение хозяйства и рациональное лесопользование в особо ценных природных комплексах и рекреационных лесах». ЛенНИИЛХ — соисполнитель работ по названной теме. Оба учреждения имеют опыт практической работы по выделению лесных резерватов и организации в них научных исследований.

Руководящие органы лесного хозяйства поддерживают разработку положения о лесных резерватах. Научно-технический совет Министерства лесного хозяйства РСФСР считает целесообразным провести в течение 1979—1990 гг. работу по выделению лесных резерватов в РСФСР: в европейской части и в зоне интенсивного ведения лесного хозяйства Сибири и Дальнего Востока. Соответствующее решение утверждено коллегией Министерства и министром А. И. Зверевым.

Разработка методических рекомендаций и положения о лесных резерватах выполнена на основе обобщения опыта, приобретенного в СССР («Вопросы охраны ботанических объектов», 1971; «Эталонные участки природы тайги», 1975; «Тезисы докладов», 1978, и др.), с учетом зарубежных достижений (Leibundgut, 1966; Bauer, 1968; Dieterich et al., 1970; Duffey, 1974; Mlinšek, 1976, и др.; см. также обзор Л. П. Рысина, 1979). Вначале специалистам по охране растительности и заповедному делу была разослана анкета. Вопросы анкеты позволили выяснить мнения о 1) целях выделения лесных резерватов и их назначении; 2) ведущих признаках для

отбора участков под резерваты; 3) размещении резерватов; 4) оформлении в натуре границ резерватов; 5) содержании паспорта резервата и 6) охранного обязательства; 7) формах хозяйственного режима; 8) оформлении и обязательном минимуме наблюдений на постоянных пробных площадях в резерватах; 9) уровне органов власти, учреждающих резерваты; 10) об основных научных и хозяйственных задачах, решаемых в резерватах. Обобщение ответов позволило составить проекты двух документов: методических рекомендаций и положения о лесных резерватах, выделяемых при лесоустройстве на территории РСФСР. Проекты были рассмотрены на рабочем совещании в г. Ленинграде (ЛенНИИЛХ, 14 II 1979), одобрены секцией охраны растительного мира и за подписью председателя Научного Совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» академика А. Л. Тахтаджяна направлены в Министерство лесного хозяйства РСФСР, Всесоюзное объединение «Леспроект», Гослесхоз СССР и в Отделение общей биологии АН СССР.[1]

«Положение о лесных резерватах. . .» в случае его утверждения будет обязательным для всех лесохозяйственных и лесоустроительных организаций и явится дополнением к действующей Инструкции по устройству государственного лесного фонда СССР. Методические рекомендации по выделению лесных резерватов будут, очевидно, полезны научным работникам и всем, кто практически занимается выделением резерватов и организацией в них научных исследований. Конечно, в отношении организации научных исследований в резерватах, определения конкретных режимов охраны, оптимизации территориального размещения сети резерватов и т. п. исследователи всегда сохранят значительную свободу действий, а дискуссии по этим вопросам будут продолжаться. Однако выявленные во время обсуждения совпадающие мнения представляются важными.

Научным консультантом по выделению резерватов (не только лесных!), по проведению в них наблюдений и исследований должна быть секция охраны растительного мира Научного Совета АН СССР. В качестве координатора работ по лесным резерватам рекомендована Лаборатория лесоведения АН СССР. В эти два адреса и следует обращаться всем, интересующимся данными проблемами.

Составление названных выше документов предшествовало по времени выходу Постановления ЦК КПСС и Совета Министров СССР № 984 от 1 XII 1978 «О дополнительных мерах по усилению охраны природы и улучшению использования природных ресурсов», в котором поставлены подобные, но еще более значительные задачи; п. 24 этого Постановления гласит: «Академии наук СССР совместно с Министерством сельского хозяйства СССР, Министерством юстиции СССР и другими заинтересованными министерствами и ведомствами СССР и Советами Министров союзных республик разработать в 1978—1979 гг. проект типовых положений о государственных заповедниках, памятниках природы, ботанических садах, зоологических и дендрологических парках, заказниках, природных (национальных) парках и представить их на утверждение в Госплан СССР и Государственный комитет СССР по науке и технике».

---

[1] В обсуждении участвовали Б. П. Колесников (Симферопольский государственный университет), А. М. Семенова-Тян-Шанская, М. С. Боч, А. С. Карпенко (БИН, Ленинград), Л. П. Рысин, Л. И. Савельева (Лаборатория лесоведения АН СССР, Москва), Д. П. Столяров, С. А. Дыренков, С. Д. Смирнов, С. С. Савицкий (ЛенНИИЛХ), Г. Г. Герасименко (Ленинградский государственный университет), Н. Е. Булыгин (Лесотехническая академия, Ленинград), М. М. Маргус (Эстонский научно-исследовательский институт лесного хозяйства и охраны природы, Таллин), В. Н. Смагин (Институт леса и древесины СО АН СССР, Красноярск), В. С. Порфирьев (Казанский государственный университет), Л. Б. Махатадзе (Тбилисский институт леса), Ю. П. Кравчук (Ботанический сад АН Молдавской ССР), К. Ю. Голгофская (Кавказский государственный заповедник), Ю. А. Дударь (Ставропольский государственный университет), А. И. Питикин (Карпатский филиал Украинского научно-исследовательского института лесного хозяйства, Ивано-Франковск).

Кратко изложим основное содержание методических указаний и положения о лесных резерватах. Выделение лесных резерватов предусматривается при проведении лесоустроительных работ на территории РСФСР в каждом объекте лесоустройства (лесхозе, леспромхозе). Основные цели выделения лесных резерватов следующие:

— сохранение эталонов коренных природных лесных экосистем (в сочетании с болотными, водными и другими) в качестве постоянных источников научной информации, а также для контроля за результатами хозяйственной деятельности, преобразующей аналогичные экосистемы;

— сохранение производных лесных экосистем, компоненты которых представляют научный интерес: оригинальные местообитания, популяции редких и ценных видов растений и животных (в том числе интродуцированных) и т. п.;

— возможно более длительное поддержание и изучение используемых хозяйствами лесных экосистем, отличающихся по высоким показателям биологической (и хозяйственной) продуктивности, их воспроизводство в случае утраты ими рекордных показателей продуктивности по разным причинам.

Площадь резерватов должна составлять не менее 1% от общей лесной площади по каждой административной области (краю, АССР) с колебаниями в отдельных предприятиях (лесхозах, леспромхозах).

Выбор территории резерватов и обоснование границ осуществляется лесоустроителями совместно с фондодержателями при консультации научно-исследовательских учреждений АН СССР, Гослесхоза СССР и Министерства высшего и среднего специального образования СССР, отвечающих за научные основы ведения лесного хозяйства в данном регионе. Для каждого резервата одно из научных учреждений назначается официальным опекуном и отвечает за организацию и координацию всех исследований на его территории.

Первоочередному и обязательному резервированию подлежат:

— участки лесов коренных и/или условно-коренных типов с наиболее высоковозрастными древостоями, отражающими зональную и региональную специфику лесного покрова;

— участки лесов, в которых наиболее последовательно осуществлялась какая-либо научно обоснованная система лесного хозяйства (выборочная, сменнолесосечная, сплошнолесосечная), в результате чего созданы насаждения, отличающиеся высокой продуктивностью, долговечностью, устойчивостью. Оптимальной для выполнения резерватом его функций площадью считается 100—1000 га с естественными границами вошедших в него урочищ. Участки большей площади для специальной охраны назначаются лишь в качестве объектов высокого ранга: республиканских заказников, заповедников и т. п., учреждаемых решением Совета Министров РСФСР. Границы лесных резерватов маркируются в натуре, устанавливаются угловые столбы, указатели и предупредительные аншлаги принятой формы.

Территории лесных резерватов, специальные сооружения, а также постоянные пробные площади внутри резерватов должны отражаться на планах лесонасаждений и лесоустроительных планшетах, соответствующие записи — делаться в таксационных описаниях. Сводка о резерватах приводится в объяснительной записке к «Плану организации и ведения лесного хозяйства» устраиваемого объекта.

Лесные резерваты независимо от группы лесов, в которой они выделены, исключаются по площади и запасу из расчета пользования древесиной по объекту лесоустройства. В «Плане организации и ведения лесного хозяйства» для каждого резервата в отдельности определяются режим охраны (заповедный, щадящий или регулируемый) и необходимые лесохозяйственные мероприятия.

Для резерватов с коренными и условно-коренными лесными экосистемами, выполняющими функции эталонов, применим только абсолютно заповедный режим без малейшего вмешательства человека

за исключением случаев тушения лесных пожаров и подавления опасных очагов вредителей.

На каждый выделенный резерват составляются паспорт и охранное обязательство по установленной форме. Охрана резерватов возлагается на лесхозы (леспромхозы).

Лесные резерваты могут получать статут областных заказников. Для этого необходимо ходатайство отдельных научных учреждений или областных организаций Всероссийского общества охраны природы, согласных взять на себя научную опеку над резерватом. Ходатайство должно быть согласовано с фондодержателями и природопользователями на территории предполагаемого заказника. Утверждение заказников областными исполкомами Советов народных депутатов происходит в установленном порядке.

ЛИТЕРАТУРА

Вопросы охраны ботанических объектов. (1971). Л. — Растительный мир охраняемых территорий. (1978). Рига. — Рысин Л. П. (1979). Лесные резерваты. Лесоведение, 1. — Тезисы докладов VI Делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества. (1978). Кишинев, 12—17 сентября 1978 г. — Эталонные участки природы тайги (Материалы IV расширенного заседания Научного Совета СО АН СССР по комплексному освоению таежных территорий). (1975). Иркутск. — Bauer L. (1968). Die Naturschützgebiete der Deutschen Demokratischen Republick nach Typen und Groβenklassen. Archiv Naturschütz und Landschaftsforschung, 8. — Dieterich H., S. Müller, G. Schlenker. (1970). Urwälder von morgen. Stuttgart. — Duffey E. (1974). Nature reserves and wildlife. London. — Leibundgut H. (1966). Waldreservate. Schweiz. Ztschr. für Forstwesen, 117. — Mlinšek D. (1976). Zur Ausscheidung von Wald- und Urwaldreservaten (am Beispiel von Slovenien). JUFRO—Beitrag, Oslo—Kongress.

Ленинградский научно-исследовательский институт лесного хозяйства.

Получено 2 III 1979.

УДК 502.7 (47+57)

Л. П. Рысин, Л. И. Савельева

ЭТАЛОННЫЕ ЛЕСА, ИХ ЗНАЧЕНИЕ И КРИТЕРИИ ВЫБОРА

L. P. RYSIN, L. I. SAVELYEVA. STANDARD FORESTS, THEIR SIGNIFICANCE AND CRITERIA FOR SELECTING

Сохранение типологического разнообразия биогеоценотического покрова столь же важно, как и сохранение генофонда. Огромный научный и практический интерес представляют так называемые эталонные участки природы (эталонные леса, эталонные участки тундр, лугов, степей и т. д.). Помимо заповедников, для решения этой задачи целесообразно создавать природные резерваты — относительно небольшие территории, исключаемые из сферы хозяйственного пользования с целью возможно более полного и длительного сохранения их естественного состояния.

Постоянно увеличивающийся заповедный фонд нашей страны предназначен для сохранения природных комплексов, являющихся типичными для различных физико-географических зон и регионов. Еще в 1908 г. один из энтузиастов природоохранного дела в России Г. А. Кожевников, выступая на Юбилейном акклиматизационном съезде, говорил: «Какая цель сохранения таких нетронутых участков? Прежде всего чисто научная, а затем, конечно, практическая, так как только научное изучение природы даст прочные основы для практической деятельности. . . Мы должны подумать о том, чтобы эта природа сохранилась хотя бы местами во всей своей естественной неприкосновенности. Если мы об этом не позаботимся, то область нашего будущего изучения сильно сократится, и многие вопросы останутся навсегда нерешенными» (Кожевников, 1960, с. 94).

К тому же времени относятся выступления И. П. Бородина в Русском географическом обществе и на XII съезде естествоиспытателей и врачей. Несомненной реакцией на эти выступления, в которых речь шла о сохранении участков растительности, «интересных в ботанико-географическом отношении», было появление первых заповедных участков. Научная общественность поддерживала эти идеи, но, как отмечал И. П. Бородин (1914, с. 29), нужна была поддержка всеобщая, в том числе и со стороны властей: «В целом представлялось бы желательным образование природоохранительных комитетов в каждой из наших губерний под (хотя бы почетным) председательством самого начальника губернии. Последнему, по совести, не грех знать природные достопримечательности вверенной ему губернии и, в сущности, на его нравственную ответственность ложится утрата какого-либо нумера из, правда, еще не существующего природного инвентаря». Еще до революции по инициативе Русского Географического общества был принят закон (1916) о заповедниках, но действительно быстрыми темпами дело охраны природы стало развиваться только в послереволюционные годы. Сейчас в нашей стране 120 заповедников, их численность в будущем будет возрастать.

В 1958 г. под руководством Е. М. Лавренко был разработан проект сети заповедников, реализация которого позволила бы сохранить «образцы» основных типов растительности нашей страны (Лавренко и др., 1958). К сожалению, этот проект не был осуществлен, но в последующие годы ботаники вновь и вновь возвращались к этой проблеме. Так, например, спустя десять лет А. М. Семенова-Тян-Шанская (1968) обратила внимание на необходимость иметь в каждой зоне в качестве эталонов основных типов растительности заповедники или заказники, в которых могли бы проводиться исследования особенностей жизни растительных сообществ (структуры, динамики и т. д.) и отдельных видов растений. В таежной зоне следует сохранить эталоны всех типов леса, в степной зоне — все уцелевшие к настоящему времени типы степей. Во всех зонах следует взять под охрану участки с ценными или реликтовыми сообществами; отдельные виды растений; отдельные уникальные экземпляры старых деревьев; заросли и семенники ценных плодовых, кормовых, лекарственных и технических растений; сады и парки. Существующая сеть заповедников для решения этой задачи недостаточна, и поэтому надо выявлять, описывать и охранять подобные ценные объекты в пределах каждой области и даже района.

В 1968 г. в Ленинграде состоялось Первое Всесоюзное совещание по вопросам организации охраны ботанических объектов; позднее материалы этого совещания были опубликованы в сборнике «Вопросы охраны ботанических объектов» (1971). На этом совещании названная выше проблема выделения и охраны эталонов растительности в той или иной форме затрагивалась во многих выступлениях. Е. М. Лавренко (1971), формулируя принципы отбора геоботанических объектов, предложил считать заслуживающими охраны сообщества, эдификаторы которых являются более или менее редкими видами; формации или более мелкие фитоценологические единицы, часто реликтовые, на окраине своего ареала; остатки формаций и более мелких фитоценологических единиц, в прошлом широко распространенных, но к настоящему времени сохранившихся лишь на очень незначительной площади. На необходимость выделения и сохранения эталонных участков природы указывали также А. М. Семенова-Тян-Шанская, М. С. Боч, А. А. Ниценко, Я. Х. Эйларт, Л. Р. Лаасимер и Х. А. Ребассоо, М. П. Наткевичайте-Иванаускене и многие другие участники совещания. На основе их выступлений Е. М. Лавренко и А. М. Семенова-Тян-Шанская (1969) разработали и опубликовали «Программу-инструкцию по учету и организации охраны ботанических объектов».

Проблема выбора эталонных участков таежной природы особо обсуждалась на IV расширенном заседании Научного Совета по комплексному освоению таежных территорий (Иркутск, ноябрь 1971 г.). В принятом

по докладу Б. П. Колесникова и Л. В. Попова (1973) решении было указано на необходимость иметь сеть эталонных стационаров, охватывающую все подзоны таежной территории СССР; в эту сеть предлагалось включить действующие заповедники и стационары, а также участки, где желательна организация стационарных исследований. В числе обязательных условий были названы 1) репрезентативность выделяемых территорий для тех регионов, природные режимы которых предполагается изучать; 2) ненарушенность растительного покрова и других элементов геосистем хозяйственной деятельностью человека. Однако и это решение осталось нереализованным.

Вопросы выделения и охраны эталонных сообществ обсуждались на XII Международном ботаническом конгрессе и на V и VI съездах Всесоюзного ботанического общества. Нарастающая озабоченность этой проблемой не случайна — в настоящее время общепризнано, что сохранение разнообразия коренных типов биогеоценотического покрова так же важно, как и сохранение генофонда видов растений и животных. Наличие участков, ландшафты которых (в том числе и растительность) сохранили свой «первичный» облик, имеет и научную, и практическую значимость; будучи своего рода «природными стандартами», они позволяют видеть и изучать ценозы, формирующиеся в ходе естественных природных процессов, с ними можно сравнивать последствия хозяйственной деятельности и различных форм антропогенного вмешательства.

Как уже отмечалось, сейчас в нашей стране 120 заповедников; однако их общая площадь очень невелика и распространены они недостаточно равномерно. Поэтому нельзя не признать, что существующая сеть заповедников не может решить проблему сохранения природных эталонов. В ряде республик она дополнена системами заказников, памятников природы и других охраняемых объектов. Так, например, в недавно принятом постановлении Совета Министров Латвийской ССР (1977 г.) утвержден перечень объектов природы, подлежащих государственной охране; организовано 37 комплексных, 29 ботанических, 14 болотных, 62 клюквенных и 6 орнитологических заказников. Несколько десятков заказников имеется в Эстонии. Быстро увеличивается число заказников в Литве: с 1940 г. оно возросло с 91 до 170, а к 1990 г. приблизится к 300 (Кайрюкштис, 1977). Одной из задач многих заказников является охрана типов растительных сообществ. Большая работа по выделению заповедных территорий проведена в Молдавии (Кравчук и др., 1976); учтены все природные объекты, в том числе и ботанические, представляющие научную ценность; 330 объектов (из 491) уже официально взяты под охрану. Но во многих республиках дело обстоит менее успешно: многочисленные памятники природы выделены зачастую с чисто «любительских» позиций, никем не наблюдаются и по-настоящему не охраняются. К тому же лишь очень немногие из них могут быть отнесены к категории «природных эталонов»; чаще это старинные парки, места массового отдыха и т. д.

Безусловный интерес представляет зарубежный опыт по сохранению эталонных территорий. Недавно в Польше опубликована монография (Czubiński et al., 1977), из которой явствует, что в этой стране на 30 VI 1975 г. было 645 природных резерватов с общей площадью 48 240 га (0.15% всей площади). Кроме резерватов, в Польше есть 13 национальных парков общей площадью 405 218 га, на территории которых имеются строго заповедные участки. Под охраной находится также несколько тысяч памятников природы. Предполагается, что сеть резерватов должна в конечном итоге характеризовать все разнообразие физико-географических ландшафтов страны.

Различаются следующие виды резерватов: лесные, болотные, водные, флористические, фаунистические, ландшафтные, а также резерваты, предназначенные для охраны участков степной растительности, галофитных сообществ, и резерваты «неживой» природы (скальные и почвенные). Запроектировано создание еще 492 резерватов общей площадью 88 тыс. га. Авторы монографии считают очень важной задачей организа-

цию в резерватах многолетних комплексных исследований, опирающихся на единую методику и имеющих целью получение точных данных относительно состояния природных компонентов. Эти исследования нужно периодически повторять для того, чтобы иметь возможность выявлять и анализировать происходящие изменения. Особое внимание должно быть обращено на составление крупномасштабных карт разного содержания.

В ГДР, согласно закону об охране природы (принят 4 VIII 1954 г.), учреждены три категории охраняемых объектов: памятники природы, ландшафтные заказники и природные резерваты. Памятниками природы называют объекты площадью не более 1 га; это чем-либо замечательные группы деревьев или одиночные деревья, валуны, пещеры, скалы, местообитания редких или исчезающих видов растений и животных. В ландшафтных заказниках сохраняются такие ландшафты, которые выделяются своеобразием и эстетическими достоинствами, благодаря чему они могут быть ценными для туризма. Хозяйственное использование этих территорий допускается, но с условием сохранения в неприкосновенности облика ландшафта. Под ландшафтными заказниками находится около 14% территории страны. Что же касается природных резерватов, то они учреждаются для сбережения тех участков, где природа еще сохранила свой «первичный» облик. Таких резерватов уже около 650 (0.7% территории страны), причем примерно половину составляют лесные резерваты, где во многих случаях установлен абсолютно заповедный режим. Они служат для проведения разнообразных длительных научных исследований (Бауер, Вайничке, 1972). В системе лесных резерватов представлены основные типы леса. Есть также резерваты ботанические, фаунистические, водные, болотные, комплексные.

В ФРГ — около 1000 природных резерватов, в том числе — 325 абсолютно заповедных участков леса. В целом (вместе с национальным парком «Баварский лес», с природными парками и другими заповедными и лишь частично используемыми территориями) под охраной находится свыше 20% всей площади страны. Сеть резерватов (их свыше 500) учреждена в Чехословакии; она предназначена обеспечить охрану территорий, дающих представление о ландшафтах, типичных для каждой географической области. На землях гослесфонда находится 401 резерват, занимая в общей сложности около 1% его площади. В Австрии в 1970 г. природные заказники (территории с полным или частично заповедным режимом) занимали 3% территории страны (еще 13% принадлежало ландшафтным заказникам); обсуждается проблема создания сети лесных резерватов площадью не менее 1500 га каждый, размещающихся во всех «типичных» природных ландшафтах.

В Финляндии «образцы» разных типов леса сохраняются в природных резерватах строгого режима, а также в нескольких национальных парках. Свыше 1000 участков природы охраняется в Швеции, причем и здесь высказывается мнение, что в интересах науки под охрану желательно взять все основные типы природных ландшафтов, используя их в дальнейшем в качестве эталонов природы.

В Великобритании еще в 1912 г. было создано Общество содействия резерватам природы, ставившее своей задачей сбор сведений об участках природы, сохранивших свой первоначальный облик и представляющих в силу этого большой научный интерес. Ревизия природных резерватов, проведенная несколько лет назад по решению Управления охраны природы, показала, что количество резерватов недостаточно, а их охрана во многих случаях неудовлетворительна. В недавно опубликованной двухтомной монографии («A Nature Conservation Review», 1977) описаны свыше 700 природных объектов, заслуживающих охраны (общая площадь — около 900 тыс. га). Однако лишь 10% этих объектов дают представление об естественном характере ландшафтов Великобритании, остальные в той или иной степени изменены человеком или даже возникли в результате его деятельности. В связи с этим высказывается мнение (Brad-

shaw, 1977), что плагиоклимаксовые ценозы, сложившиеся под влиянием антропогенных воздействий, также заслуживают изучения и охраны.

В США в 1945 г. было создано объединение экологов, в задачу которого входило выявление и сохранение разнообразия естественных биоценозов. В 1964 г. был принят закон об охране дикой природы и создании Национальной системы территорий нетронутой природы. В настоящее время одной из задач Службы национальных парков является выявление природных объектов, позволяющих составить представление об облике североамериканской природы в тот период, когда в Америке появились первые поселенцы.

Приведенные примеры свидетельствуют о той большой работе, которая развернулась во многих странах мира для сохранения природного разнообразия, эталонов природы. Эта же задача стоит и перед нами, причем решать ее надо незамедлительно — каждый год приносит новые потери, и зачастую невосполнимые.

В 1977—1978 гг. группой сотрудников отдела типологии и геоботаники Лаборатории лесоведения АН СССР была обследована территория Московской обл. с целью выявления «эталонных» участков леса и создания на их основе системы резерватов. Непосредственным поводом к выполнению этой работы послужила разработка Генеральной схемы охраны природы Московской обл. Было выделено 74 участка леса общей площадью 24.5 тыс. га, что составляет немногим более 1% от всего Государственного лесного фонда в пределах области. Предложения Лаборатории лесоведения по выделению резерватов были заслушаны и одобрены Научно-техническим советом Министерства лесного хозяйства РСФСР, было принято считать целесообразным провести в течение 1979—1990 гг. выделение и организацию лесных резерватов на всей территории РСФСР, в том числе в европейской части РСФСР и в зоне интенсивного ведения лесного хозяйства Сибири и Дальнего Востока в 1979—1985 гг. Лаборатории лесоведения было предложено дополнить и уточнить методические указания и программу работ по созданию лесных резерватов с учетом особенностей Сибири и Дальнего Востока и представить их Гослесхозу СССР. Это решение НТС было утверждено коллегией Министерства лесного хозяйства РСФСР и министром А. И. Зверевым. На состоявшейся в декабре 1978 г. Московской областной научно-практической конференции «Основные направления работы по охране окружающей среды в Московской области в свете решений XXV съезда КПСС» в принятом постановлении было записано: «Внедрить систему лесных резерватов для каждого природного района».

Под лесными резерватами мы понимаем относительно небольшие площади, исключаемые из сферы интенсивного лесохозяйственного пользования с целью возможно более полного и длительного сохранения их естественного состояния. Основанием для выделения территории в качестве резервата может быть наличие:

а) типичных коренных (или условно-коренных) лесов, характеризующих зональные или региональные особенности лесного покрова; такие участки являются эталонами коренных типов леса;

б) производных лесов, развивающихся в течение длительного времени без активного вмешательства человека; такие участки могут быть приняты за эталоны различных этапов лесообразовательного процесса;

в) лесов, выделяющихся особенно высокой продуктивностью или в высокой степени отвечающих тому или иному виду целевого назначения; это «образцы» лесов водоохранных, почвозащитных и др.;

г) уникальных участков леса, существование которых связано с экологическим своеобразием среды (меловые боры) или древностью территории (реликтовые леса);

д) старых культур, представляющих большой научный интерес в силу своей высокой продуктивности, долговечности, устойчивости и т. д.;

е) видов растений и животных, охраняемых или заслуживающих охраны.

И научное, и практическое значение сохранения таких участков бесспорно. Здесь мы будем иметь возможность видеть и изучать то, что создает природа, исследовать различные природные процессы: динамику древостоев в различных условиях местопроизрастания, возобновление древесных пород, их взаимоотношения на разных этапах роста и т. д. Сохранение природных эталонов позволит объективно оценить результаты лесохозяйственной деятельности. Еще одной функцией природных (в том числе и лесных) резерватов должно стать их участие в экологическом мониторинге — создаваемой в настоящее время общегосударственной системе наблюдений за состоянием биосферы. Получаемая информация даст материал для разностороннего анализа среды и прогнозирования возможных будущих изменений, а также позволит определить комплекс мероприятий по регулированию качества природной среды с целью ограничения и нейтрализации вредных антропогенных воздействий на биосферу. В связи с этим особый интерес представляет изучение устойчивости отдельных лесных комплексов к антропогенным влияниям разной формы и интенсивности и способности этих комплексов к устранению вызванных нарушений и к самовосстановлению. Полученные результаты будут использованы в практике лесного хозяйства, при моделировании лесов разного целевого назначения, при прогнозировании их динамики как в естественных, так и в нарушенных условиях, при разработке мероприятий, способствующих повышению устойчивости лесов и т. д.

Работу по выделению лесных резерватов следует выполнять на основе лесорастительного районирования; совокупность резерватов должна отразить зонально-региональный характер лесов каждого лесорастительного региона. Полевым исследованиям должно предшествовать тщательное изучение фондовых материалов лесоустройства и краеведческой литературы, что позволит заранее наметить перспективные участки.

На территориях, уже давно подвергающихся хозяйственному освоению, оптимальная площадь резерватов — 100—500 га. Минимальная площадь должна быть не менее 50 га, а максимальная может достигать 1000 га, но только в тех случаях, когда имеет место хорошо сохранившийся лесной массив с преобладанием коренных типов леса, представляющий благодаря этому особую научную ценность. В слабо освоенных областях более целесообразно иметь относительно небольшое число резерватов, но более значительных размеров — порядка 10—15 тыс. га с тем, чтобы в каждом резервате было представлено несколько типов лесов как коренных, так и производных, характеризующих различные стадии лесообразовательного процесса.

Для каждого резервата составляется паспорт, в котором фиксируются местонахождение, землепользователь, основные природные особенности территории, исторические сведения, современное состояние объекта. Здесь же указывается рекомендуемый режим, перечисляются меры, обеспечивающие его выполнение. Паспорт включает и охранное обязательство, подписываемое землепользователем (представителем лесничества или лесхоза). В пределах резервата закладываются постоянные пробные площади размером 0.25—0.5 га (в зависимости от возраста и состояния древостоя и числа стволов на единицу площади). Количество постоянных пробных площадей в резервате должно определяться степенью его типологического разнообразия. Каждая пробная площадь подробно описывается; весьма желательны нумерация стволов и составление плана древостоя. Периодическое повторение описаний, выполняемых по одной и той же программе и методике, позволит выявить тенденции в динамике лесных биогеоценозов и дать обоснованный прогноз их будущего состояния. Эти же данные позволят, как уже отмечалось, контролировать состояние резервата. Постоянные пробные площади могут быть также использованы таксаторами в качестве эталонных образцов основных типов леса при проведении очередного лесоустройства.

На пробных площадях и в пятидесятиметровой полосе по их периферии (буферная защитная зона) должен быть установлен заповедный режим, исключающий какие-либо хозяйственные мероприятия. На остальной территории резервата возможна уборка сухостоя и снеголома, выполняемая в зимнее время (это позволит свести к минимуму повреждение напочвенного покрова, подстилки и верхних горизонтов почвы).

По-видимому, для каждого лесорастительного района нужно иметь 15—20 лесных резерватов, в том числе 2—3 «ключевых» (с площадью до 1000 га). Как уже отмечалось, в резерватах должны быть представлены наиболее типичные участки лесного биогеоценотического покрова, все основные типы леса. Так, например, в резерватах, которые намечено организовать на территории Московской обл., можно получить достаточно полное представление об основных группах типов леса. Широко распространенные типы леса можно встретить в нескольких резерватах; благодаря этому мы получаем возможность наблюдать и изучать их внутрирегиональную изменчивость. Неменьшую ценность имеют ценозы, ранее широко распространенные, но к настоящему времени сохранившиеся лишь на очень небольшой площади. Таковы, в частности, елово-широколиственные леса, для сохранения которых предназначаются четыре резервата. С участками коренных (условно-коренных) типов леса соседствуют производные ценозы, которые станут объектами наблюдений за динамикой лесной растительности. В качестве примера можно назвать лесной резерват в Алешинском лесничестве. Он выделен с целью сохранения коренного типа леса — ельника с липой и дубом. Однако здесь же есть участки ельника с дубом, липняка с дубом и елью, дубняка с елью, осинника с дубом и елью. Наблюдения на постоянных пробных площадях, которые будут заложены в этих участках, позволят изучить особенности процессов восстановления коренных елово-широколиственных лесов,прежде имевших широкое распространение в пределах Клинско-Дмитровской гряды.

Резерват в Рединском лесничестве создается для сохранения осинника, в древостое которого много дуба, ясеня, ильма, клена, ели; в дальнейшем здесь постепенно восстановится ельник с широколиственными породами (главным образом с дубом и ясенем).

В Спасском лесничестве создание резервата преследует цель сохранения комплекса сосняков черничной и сфагновой групп типов леса. Небольшие площади занимают ельники кислично-зеленомошные (на повышенных участках) и сфагновые березняки (в понижениях). В резервате Рузского лесничества представлены не только несколько типов ельников, но и их возрастные ряды до VI класса возраста включительно, что позволит исследовать различные этапы лесообразовательного процесса. «Ключевой» резерват в Дутшевском лесничестве (879 га) будет сохранять массив сосновых лесов с широким типологическим спектром — от лишайниковых до сфагновых сосняков. Здесь же есть участки еловых, сосново-еловых и березовых лесов, типичных (как и сосняки) для территории Верхне-Волжской низменности.

Целесообразность создания общегосударственной системы лесных резерватов бесспорна. Ей должна предшествовать разработка унифицированной программы и методики исследований. Очевидно и то, что необходима координация всей работы. Желательно, чтобы в выделении и паспортизации резерватов, помимо лесоустроительных партий, приняли активное участие местные научно-исследовательские учреждения (биологические и географические факультеты университетов и институтов, лесные опытные станции и т. д.); оно особенно необходимо в организации и проведении дальнейших исследований.

Выделение лесов, имеющих научное или историческое значение, а также заповедных лесных участков предусматривается «Основами лесного законодательства Союза ССР и союзных республик». Организация системы лесных резерватов явится одной из форм конкретной реализации этих важнейших документов.

ЛИТЕРАТУРА

Бауер Л., Х. Вайничке. (1972). Забота о ландшафте и охране природы. — Бородин И. П. (1914). Охрана памятников природы. — Кайрюкштис Л. (1977). Исследование природной среды Литвы, охрана и прогноз возможных изменений. — Кожевников Г. А. (1960). О необходимости устройства заповедных участков для охраны русской природы. В кн.: Охрана природы и заповедное дело в СССР, вып. 4. М. — Колесников Б. П., Л. В. Попов. (1973). Эталоны коренных таежных местностей, желательная их дислокация и проблемы изучения. В кн.: Эталонные участки таежной природы. Иркутск. — Кравчук Ю. П., В. Н. Верина, И. М. Сухов. (1976). Заповедники и памятники природы в Молдавии. — Лавренко Е. М. (1971). Об охране ботанических объектов в СССР. В кн.: Вопросы охраны ботанических объектов. М. — Лавренко Е. М., В. Г. Гептнер, С. В. Кириков, А. И. Формозов. (1958). Перспективный план географической сети заповедников СССР. В кн.: Охрана природы и заповедное дело в СССР. вып. 3. М. — Лавренко Е. М., А. М. Семенова-Тян-Шанская. (1969). Программа-инструкция по учету и организации охраны ботанических объектов. Бот. ж., 54, 8. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1968). Основные вопросы охраны растительности. В кн.: Основные проблемы современной геоботаники. М. — A Nature Conservation Review. (1977). London—New York—Melbourne.—Bradshaw A. D. (1977). Conservation problems in the future. Proc. Roj. Soc., 197, 1126. — Czubiński Z., J. Gawlowska, K. Zabierowski. (1977). Rezerwaty przyrody w Polsce. Panstwowe Wydawnictwo Naukowe. Warszawa—Krakow.

Лаборатория лесоведения АН СССР,
с. Успенское.

Получено 29 III 1979.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524

Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг. Фитоценология. Принципы и методы. «Наука», 1978. 211 с., ц. 2 р. 20 к. Тираж 1950 экз.

V. I. VASILEVICH. *B. M. MIRKIN, G. S. ROZENBERG.* PHYTOCOENOLOGY. PRINCIPLES AND METHODS. 1978

За последние годы в нашей стране опубликован целый ряд сводок по общей геоботанике; только в 1978 г., кроме рецензируемой работы, вышли из печати «Фитоценология» Т. А. Работнова и 3-е издание «Геоботаники» Б. А. Быкова. Это свидетельствует о серьезном интересе советских геоботаников к вопросам теории. Книга Б. М. Миркина и Г. С. Розенберга сильно отличается от всех предыдущих сводок по геоботанике, вышедших на русском языке. Как пишут авторы во «Введении», они поставили своей задачей дать очерк современного состояния теории и методов геоботаники. Можно по разному оценивать, успешно ли справились авторы с этой задачей, но нельзя отрицать, что эта книга действительно современна. Современность книги определяется не тем, что в нее включен фактический материал, опубликованный в новых работах, а тем, что в ней дано изложение новых концепций, определяющих лицо современной геоботаники.

Правда, нужно отметить, что авторы слишком перегрузили свою книгу: на 15 печатных листов приходится 18 глав. При этом ряд разделов оказался изложенным столь кратко, что получить какое-либо представление о соответствующих проблемах оказывается довольно трудно. Например, гл. 6 «Функциональные элементы структуры фитоценоза» (синузии, консорции) занимает 4 стр., гл. 7 «Концепция континуума» — 3 стр., гл. 14 «Динамика растительных сообществ» — 9 стр. Может быть, стоило совсем опустить эти главы и дать более развернутое изложение остальных проблем.

Методическая сторона работы, по-моему, сильнее, чем теоретическая. Б. М. Миркин и Г. С. Розенберг активно занимаются внедрением математических методов в фитоценологию, вследствие этого математические методы занимают в книге основное место. Это тоже в определенном отношении показатель современности книги. В современной англо-американской фитоценологии, доминирующей сейчас за пределами СССР, вопросам теории уделяется гораздо меньше внимания, чем методике.

Начинается книга с главы «Фитоценоз как биологическая система». Вопрос этот для геоботаники не нов, и ему посвящена значительная по объему литература. Но здесь авторы берут лишь одну работу Б. С. Флейшмана и рассматривают признаки систем, которые не определяют специфики фитоценоза как системы. Они определяют фитоценоз как «относительно однородный контур растительности» (с. 5), а такие признаки системы, как разнообразие — число различных типов систем одного класса, повторяемость — число однотипных систем в ограниченном пространстве — и т. д., скорее могут характеризовать ассоциацию, формацию или мезокомбинацию. Далее авторы пишут, что цель фитоценоза — стремление к климаксовому состоянию. Но ведь в процессе смен до климаксового

состояния одни фитоценозы замещают другие; и что же: каждый из них стремится «погибнуть» во имя светлого климаксового будущего? Вероятно, такую цель можно приписывать не фитоценозам, а более крупным фитоценотическим системам, если вообще имеет смысл говорить о цели фитоценотических объектов.

По мнению авторов, «организменные и биоценотические системы имеют одно общее свойство — . . .фактором эволюции видов и формирования сообществ является естественный отбор» (с. 7). Вряд ли можно с этим согласиться. Очень различны роль и результаты действия естественного отбора в этих системах. О сходстве и различиях между организмами и сообществами писали многие (Клементс, Тенсли, Фридерихс, Беклемишев, Куркин), но авторы книги почему-то обходят молчанием работы этих исследователей. Общие свойства фитоценозов как систем нельзя рассматривать, не привлекая работ философов и биологов — М. Ф. Веденова, В. И. Кремянского, А. Т. Шаталова, Э. Г. Юдина, К. М. Хайлова и др.

Определения биоценоза, биогеоценоза, экосистемы даны настолько краткие, что получить представление о позиции авторов в этом вопросе совершенно невозможно. Не ясно, различают ли авторы функциональные и территориальные единицы.

Говоря об организации фитоценоза, авторы неоднократно употребляют выражение «каналы передачи информации в фитоценозе» и даже признают сигнальную форму информации, указывая, что «сигналом выступает не сама концентрация . . . элемента (питания, — *В. В.*), а вероятность этого состояния и связанная с ней информация» (с. 15). Вряд ли использование такой терминологии позволяет разобраться в том, как устроен фитоценоз. Взаимодействия элементов в фитоценозе обычно не носят сигнального характера, и эта кибернетическая терминология скорее запутывает, чем что-либо объясняет.

Исследуя взаимовлияния растений в фитоценозе, Б. М. Миркин и Г. С. Розенберг включают в них и симбиоз, и паразитизм. Но если фитоценоз — совокупность автотрофных растений, то эти формы взаимовлияния не относятся к фитоценотическим.

В главе о ценопопуляциях авторы рассматривают преимущественно методы изучения распределения и размещения особей вида в сообществе. Глава в целом написана хорошо и интересно, но все же необходимо сделать ряд существенных замечаний. Нельзя приводить в качестве примеров распределения Пуассона распределения веса растений. Распределение Пуассона — распределение дискретной величины. Для анализа непрерывных величин оно может быть использовано лишь с большими натяжками. Нельзя ведь вычислить ожидаемые частоты для классов веса по 0.5 г.

Для анализа размещения авторы вводят новый показатель — диссонанс. Он численно равен коэффициенту вариации, деленному на $\sqrt{2}$. Но что изменилось от деления на $\sqrt{2}$, авторы не объясняют. Видимо, можно по-прежнему ограничиваться вычислением коэффициента вариации. Нельзя также считать диссонанс методом изучения размещения растений, так как при этом не учитывается положение площадок на местности. Авторы считают, что при $\text{diss} \geqslant 0.2$ распределение не соответствует ни нормальному, ни по Пуассону, приводя для подтверждения этого данные табл. 1. Но если эти данные позволяют сделать такой вывод, то из этого не следует, что он будет верен всегда. Распределение может быть нормальным при любом коэффициенте вариации, а следовательно, и диссонансе.

Рассматривая методику Грейг-Смита, касающуюся выявления размеров скоплений особей вида, авторы предлагают использовать дисперсионный анализ для определения достоверности максимумов на кривой дисперсия—размер площадки. Это предложение неново. Но с самого начала оно было отвергнуто из-за того, что крупные площадки получают

объединением более мелких и значения дисперсии не являются независимыми.

Для оценки случайности в чередовании пятен разного видового состава авторы предлагают методику Пилу, чрезвычайно богатую по своим возможностям, но до сих пор мало применяемую в геоботанике. Для выделения типов пятен используется наша методика зон высокого и низкого обилия. Но авторы для выделения этих зон используют фиксированную величину нормированного отклонения ($t=1.2$). Мы же, объединяя соседние площадки, проверяли существенность отклонения средней в зоне от общей средней. Не удивительно, что они получили совсем иные результаты.

В главе о структуре фитоценозов снова уделяется много внимания анализу распределений. Но изучать зависимость распределения отдельных видов от факторов среды с помощью метода главных компонент мне кажется слишком усложненным путем. Не проще ли сразу вычислять какую-то меру связи вида и фактора среды? Ведь нужно учитывать, что главные компоненты — это еще далеко не факторы среды, а нелинейные отношения обилия к главным компонентам делают главные компоненты трудно интерпретируемыми. Приводя формулу для расчета корреляционного отношения с учетом пространственного исключения, авторы не объясняют смысла метода, и для читателя он остается совершенно непонятным. К сожалению, это не единственный случай, когда в книге по сути дела даются лишь ссылки без разъяснения содержания метода.

Авторы склоняются к морфологической трактовке яруса, что, помоему, правильно, так как нет никаких оснований включать в древесный ярус всходы и молодой подрост древесных пород.

Рассматривая разногодичную изменчивость (гл. 5), авторы приходят к выводу, что флюктуационные изменения травянистой растительности не меняют сущности фитоценоза, не затрагивая его флористического состава. Действительно, многие склонны рассматривать флюктуации как изменчивость в пределах одного фитоценоза. Но в то же время мы различаем фитоценозы не только по флористическому составу, но и по преобладающим видам, а они при флюктуациях меняются. Такой подход к флюктуациям требует другого определения фитоценоза, только по его флористическому составу.

В гл. 6 «Функциональные элементы структуры фитоценоза» авторы рассматривают ценоячейку, синузию и консорцию. Но из них лишь ценоячейку можно считать таковой, консорция — элемент структуры биоценоза, а синузия, понимаемая по В. Н. Сукачеву, — скорее элемент пространственной структуры, чем функциональной.

Гл. 9 «Ординация растительности» содержит описание основных методов ординации: метода Л. Г. Раменского, полярной ординации по Брею и Кэртису, факторного анализа. Последний авторы считают целесообразным применять только тогда, когда растительность контролируется сильными факторами среды. Факторный анализ и его разновидность — анализ главных компонент — очень широко используются геоботаниками на Западе, но результаты его применения более чем скромные. Экологическую интерпретацию осей ординации затрудняет нелинейность отношения обилия видов к факторам среды. Об этом авторы книги почему-то не упоминают. В случае сильных факторов среды нелинейность обязательно скажется, и, видимо, более перспективно прямо рассчитывать корреляцию растительности с факторами среды.

В этой главе авторы отмечают, что уфимские ученые впервые поставили градиентный анализ на строгие статистические рельсы, и это совершенно верно. Заслуги Б. М. Миркина и Г. С. Розенберга в развитии градиентного анализа неоспоримы.

В главе о геоботанической индикации справедливо критикуется методика С. В. Викторова и в качестве более совершенных методов рассматриваются методика Л. Г. Раменского и методика Джеглама. Но авторы предпочитают свою методику, основывающуюся на теории рас-

познавания образов с использованием списков видов-индикаторов или групповых индексов. Эта методика сейчас, действительно, лучшая, а глава о фитоиндикации — одна из наиболее ценных глав в книге.

Гл. 11—13 посвящены теории и методике классификации растительности. Авторы справедливо критикуют понятие «формация», которое объединяет сообщества с доминированием одного вида, но неверно считают ее единицей физиономической классификации. Физиономическое понимание формации свойственно западноевропейским и американским геоботаникам, а не советским. Наиболее универсальным авторы считают флористический подход к классификации растительности, а доминанты можно использовать лишь для выделения единиц ранга ниже субассоциации. Вряд ли следует возлагать слишком большие надежды на какой-то один универсальный критерий классификации. Многие ассоциации в западноевропейской фитоценологии в действительности выделены по доминирующим видам. Кстати, авторы нигде не дают своего определения растительной ассоциации и других синтаксономических единиц. Интерес к принципам и методике классификации растительности по Браун-Бланке, появившийся у советских ботаников в последние годы, вполне понятен, но вряд ли следует считать эти принципы панацеей от всех классификационных трудностей.

Большой интерес вызывает глава об оценках эффективности разных методов классификации. Действительно, выбор подходов и методов классификации должен основываться на каких-то объективных критериях качества классификации. В данной главе авторы выбирают два критерия: дискретность и экологичность. Но показатель дискретности строится довольно искусственно. Для этой цели нередко используют отношение межгруппового варьирования к внутригрупповому, но, очевидно, строгое следование флористическому подходу и помешало авторам использовать этот показатель. Экологичность классификации оценивается корреляционным отношением фактора среды к единицам классификации. Но далеко не всегда можно измерить факторы среды, вызывающие дифференциацию растительности, да и как заранее решить, какие факторы нужно измерять? С второстепенными факторами может быть более тесно связанной и плохая классификация.

В гл. 14 и 15 рассматриваются динамика фитоценозов и концепция климакса. Эти главы в сжатом виде дают очень неплохое представление о современном состоянии проблемы. Не понятно только, почему потребовалось включать в эволюцию фитоценозов и флорогенез.

В гл. 16 излагаются вопросы планирования геоботанического исследования. Здесь приведено много интересных разработок самих авторов. Авторы предпочитают качественный учет видов, т. е. учет только их присутствия на площадках, ссылаясь при этом на работу Смарт, Микок и Ламберт. Но проблема не так проста, и есть немало работ, где авторы приходят к выводу о необходимости учитывать обилие видов при сборе материалов для классификации растительности. Авторы книги вводят понятие об оптимальном размере площади описания, но это по существу тот же минимальный ареал, да и определяемый к тому же довольно примитивно. Странно, что, чем больше видов в сообществе, тем меньше оптимальный размер пробной площади.

В этой главе дается очень своевременная критика того, что авторы называют взаимной диагностикой почв и растительности. Можно присоединиться к мнению авторов, что «реальная мера почв и растительности может быть выявлена только при независимом наблюдении растительности и среды в одних и тех же точках» (с. 154).

В гл. 17 дается краткий обзор индексов межвидовой сопряженности и коэффициентов сходства. Авторы по-прежнему пропагандируют введенный ими ранее трансформированный коэффициент Дайса (ТКД), но все же им не удалось доказать, что он обладает какими-то значительными преимуществами перед коэффициентом Коула или другими коэффициентами.

То, что он мало зависит от эколого-фитоценотического объема совокупности, можно считать и недостатком.

В гл. 18 приведены алгоритмы и блок-схемы для некоторых методов анализа растительности. Это полезная глава для тех, кто намеревается использовать описанные в книге методы. Стоит только пожалеть, что в ней рекомендуется сглаживание рядов методом скользящей средней для градиентного анализа. Это явно непригодно, если предлагается вычисление корреляционного отношения. Сглаживание искажает межгрупповое варьирование.

Несмотря на несогласие с авторами книги по многим частным вопросам, я все же оцениваю ее в целом весьма положительно. Авторы стремились показать современную фитоценологию, а несогласий и споров по отдельным ее проблемам, как и в каждой развивающейся науке, очень много. Книга субъективна в том отношении, что отражает в значительной мере интересы и взгляды авторов. Рецензируемая книга — не учебное пособие для студентов, а руководство для исследователей, способных критически оценить предлагаемые концепции и методы, и для таких читателей книга окажется весьма полезной.

В. И. Василевич.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 IV 1979.

УДК 019.941 : 002.01 : 51 : 581.5

E. C. Pielou. Mathematical Ecology. New York Wiley-Interscі. Publ., 1977, VI+385 pp. (**Э. Пилу.** Математическая экология, 1977)

G. S. ROZENBERG. (*A REVIEW*)

Последние два десятилетия характеризуются интенсивным процессом математизации естествознания. В биологии возник целый ряд новых направлений, связанных с применением математических методов. Одно из ведущих мест среди этих направлений занимает математическая экология. Следует сразу отметить две особенности процесса математизации экологии. С одной стороны, он способствует более глубокому проникновению экологов в исследуемый объект, заставляет глубже изучать и обобщать фактические данные и часто указывает на существование систем такой сложности, которые невозможно анализировать, пользуясь традиционными методами. С другой стороны, внедрение математических методов в экологию открывает перед математиками обширное поле деятельности, позволяет достаточно эффективно использовать современные методы анализа. Подобная двойственность математизации современной экологии иногда приводит к возникновению непонимания между исследователями-экологами и математиками. Первые пытаются изучать сложные экосистемы «слишком простыми» для них методами, что не позволяет вскрывать их системные характеристики, вторые увлекаются «чересчур сложными» методами и отрываются от экологического содержания исследуемых систем. В этом отношении рецензируемая монография Эвелин Пилу занимает выгодное положение: автор известна и в качестве «чистого» эколога и в качестве крупного специалиста по математическим методам, применяемым в экологических исследованиях.

Рецензируемая монография является переизданием вышедшей в 1969 г. монографии «Введение в математическую экологию». Новое издание больше по объему и в значительной степени осовременено (список включенных в рассмотрение публикаций за 1969—1977 гг. увеличен более чем на 100 наименований). Следует сразу отметить, что Э. Пилу совершенно не использует советскую литературу по математической экологии, которая доста-

точно многочисленна (сошлемся лишь на библиографический указатель отечественных работ, составленный С. В. Багоцким и А. Д. Базыкиным, 1975).

Монография традиционно открывается «Введением» (с. 1—5), в котором автор формулирует причины, вызвавшие необходимость переиздания книги. Наибольший интерес в нем представляет классификация основных подходов к моделированию сложных экологических систем, которые позволяют получить ответы на два главных вопроса: каковы причины, приводящие экосистемы к устойчивому состоянию в процессе их сукцессионного развития, и каковы могут быть последствия нарушения этой устойчивости? Э. Пилу различает экологические, статистические и количественно-описательные модели. Модели первого класса строятся дедуктивным способом (т. е. делается ряд предположений о структуре или поведении моделируемой абстрактной экосистемы). Статистические модели строятся на индуктивной основе, опираясь на эмпирические данные конкретной экосистемы (т. е. являются феноменологическими моделями). Наконец, последние объединяют два первых подхода.

Подобная классификация методов моделирования фактически опирается на характер используемой при построении моделей информации. В частности, В. И. Беляев (1978) также различает теоретические, эмпирические и полуэмпирические модели. Можно заметить, что существует еще ряд классификаций методов моделирования сложных систем по другим параметрам — по целям моделирования, по общности методов и выводов, по характеру (качественному или количественному) этих выводов и т. д. Нельзя согласиться с Э. Пилу в том, что теоретические модели служат целям как объяснения, так и предсказания структуры или поведения экосистем. В действительности построенные только на дедуктивной основе эти модели могут давать лишь качественный прогноз для некоторых идеализированных экосистем. Количественное прогнозирование должно осуществляться с использованием количественно-описательных моделей либо путем построения больших имитационных моделей конкретных систем, либо путем построения их самоорганизующихся моделей (Ивахненко, 1975). Оба последних подхода в свою очередь не выполняют объяснительной функции, на что впервые обратил внимание Б. С. Флейшман (Fleishman, 1976; Флейшман, 1978).

Первая часть книги «Динамика популяций» (с. 8—110) состоит из шести глав, в которых реализуется теоретический подход к моделированию. В этих главах рассмотрены модели процессов развития и роста популяций в зависимости от их плотности, возрастной структуры и динамики взаимодействующих популяций. В очень простой и доступной форме изложены концептуальные модели, приводящие к экспоненциальному и логистическому закону роста параметров популяций, взаимодействию популяций по Гаузе, по Лотке—Вольтерра. Особо следует отметить, что наряду с достаточно известными детерминированными моделями динамики популяций рассмотрены и их стохастические аналоги. В более сложной форме (использование матричных моделей и т. д.) дано изложение принципов моделирования динамики популяций с учетом их возрастной структуры. Заключает первую часть параграф, в котором автор делает попытку критически рассмотреть место теоретических моделей в общем здании математической экологии (приводится список наиболее часто используемых допущений при построении этих моделей). Э. Пилу делает вывод о том, что полезность этих моделей «заключается не в ответах на вопросы, а в их постановке» (с. 109).

Вторая и третья части монографии посвящены рассмотрению статистических моделей. Во второй части «Пространственное размещение популяций одного вида» (с. 113—199) всесторонне обсуждаются возможности количественной оценки мозаичности распределения и размещения популяций (подобно В. И. Василевичу, 1972). Анализ распределения (без учета положения пробных площадок на местности) осуществляется традицион-

ными методами: сравнением эмпирического распределения с одним из теоретических — пуассоновским, биномиальным, отрицательным биномиальным, неймановским. Приводится запись обобщенного распределения, частным проявлением которого являются все выше названные распределения. Здесь же Э. Пилу рассматривает индексы, с помощью которых можно проводить измерение степени агрегированности популяций. Одна из глав этой части посвящена исследованию пространственной мозаичности бесплощадочными методами. Как положительный момент следует отметить сравнение различных методов и индексов оценки агрегированности, что представляет собой элемент оптимизации экологического исследования. В последней главе второй части дан собственно анализ размещения (с учетом пространственного положения пробных площадок). Э. Пилу известна как автор оригинальной методики проверки случайности чередования различных мозаик, основанной на теории марковских цепей. В этой главе данная методика получает дальнейшее развитие (рассматриваются линейные мозаики, сегментные мозаики и т. д.).

В третьей части «Пространственная зависимость двух и более видов» (с. 203—266) обсуждаются способы оценки сопряженности между парами видов (рассмотрены коэффициенты Пирсона, Юла, Коула и др.). Подчеркивается, что в качестве нулевой гипотезы о независимости могут быть рассмотрены различные выражения, отражающие интуитивные представления исследователей о сопряженности. Э. Пилу различает абсолютные и полные коэффициенты сопряженности (последние в отличие от первых элиминируют различия во встречаемости видов). Здесь же обсуждается эффект влияния на сопряженность размера пробной площади, рассматривается так называемый d-эффект (Денисова, Миркин, 1972) — влияние на сопряженность совместного отсутствия видов на площадках; Э. Пилу приходит к выводу о полезности использования в этом случае индексов амплитудного перекрытия, подобных коэффициентам Дайса, Брея и др. (с. 221—222).

Э. Пилу известна также и как автор оригинальной бесплощадной методики определения сопряженности, которую в этом случае она называет сегрегацией. Заключающие главу три параграфа и посвящены рассмотрению этой методики как при определении сегрегации между двумя видами, так и между несколькими. Следует заметить, что определение сопряженности, основанное на измерении расстояния, характеризует пространственное размещение особей, а сопряженность, определяемая площадочными методами, — их распределение. Думается, что противопоставление этих подходов неправомерно и они должны использоваться совместно для получения максимальной информации о характере распределения и размещения популяций. Кроме того, бесплощадочные методы достаточно трудоемки (а зачастую и невыполнимы !) и требуют стационарных приемов исследования в некоторых типах растительности (например, в луговой или степной растительности).

Последняя часть — «Популяции многих видов» (с. 269—363) посвящена традиционным вопросам количественной экологии — оценке разнообразия, задачам ординации и классификации экологических объектов. Эти задачи Э. Пилу рассматривает в качестве примеров количественно-описательных моделей, опираясь в основном на методы и понятия, которые были выработаны в количественной геоботанике. Первая глава этой части как бы предваряет остальные — она посвящена различным способам описания зависимостей «число видов/число особей» и «число видов/площадь», которые в дальнейшем используются при количественном описании разнообразия и определении оптимальной площади описания сообществ. Раздел, в котором рассматриваются количественные методы оценки разнообразия, написан конспективно — это объясняется тем, что данному вопросу Э. Пилу посвятила специальную монографию. Отсылая интересующихся к рецензии на эту работу (Розенберг, 1978), отметим только, что использование информационных мер для определения степени разнообразия оказывается не всегда корректным и удовлетворительным.

Рассмотрению методов классификации экологических объектов Э. Пилу предпослала пять основных вопросов, возникающих при этом (с. 315), а именно, должна ли быть классификация иерархической или нет, методы классификации — делительными или объединяющими, критерии образования классов — монотетическими или политетическими, исходные данные — количественными или качественными, и наконец, каким образом определять сходство между классами? На все эти вопросы автор дала логически обоснованные и развернутые ответы. После обсуждения нескольких методов классификации (метод Л. Орлоци, информационные методы и др.) Э. Пилу отмечает, что для выбора «лучшего» алгоритма классификации очень трудно подобрать необходимые критерии — это в первую очередь связано с непрерывностью классифицируемых экосистем (особенно это наблюдается при классификации растительности, которой в значительной степени свойствен континуум). Поэтому лучшим способом упорядочения экологической информации Э. Пилу называет ординацию, среди методов которой рассмотрены метод главных компонент (представляющий класс методов линейной ординации) и анализ непрерывности Р. Шепарда и Д. Кэррола (continuity analysis), отражающий нелинейность структуры экологических данных. Остается сожалеть, что Э. Пилу не рассмотрела еще один новый подход к упорядочению данных — гауссову ординацию (Gauch et al., 1974), а также ряд старых, но достаточно строгих методов (прямой градиентный анализ, висконсинская и сравнительно-композиционная ординация и др.). Завершает четвертую часть глава о каноническом дисперсионном и многомерном дискриминантном анализе, которые находят свое применение в задачах классификации и индикации экологических объектов.

Заканчивая рецензию, следует дать высокую оценку новой книге Э. Пилу, посвященной теоретическому анализу используемых в экологии методов математической статистики и моделирования. Думается, что целесообразно было бы за вторым изданием монографии оставить прежнее название: внесенные при переиздании изменения дают представление о современном этапе развития математической экологии, но отнюдь не являются полными и не позволяют говорить о том, что формирование математической экологии как некоторого самостоятельного направления уже завершилось.

ЛИТЕРАТУРА

Багоцкий С. В., А. Д. Базыкин. (1975). Математическая экология. Библиографический указатель отечественных работ (1935—1974 гг.). — Беляев В. И. (1978). Теория сложных геосистем. — Василевич В. И. (1972). Количественные методы изучения структуры растительности. В кн.: Итоги науки и техники. Ботаника, 1. М. — Денисова А. В., Б. М. Миркин. (1972). Об альтернативных показателях связи, используемых при анализе биологических явлений. Биол. науки, 3. — Ивахненко А. Г. (1975). Долгосрочное прогнозирование и управление сложными системами. — Розенберг Г. С. (1978). (Рец.) *E. C. Pielou.* Ecological Diversity. Ж. общ. биол., 39, 3. — (Флейшман Б. С.) Fleishman B. S. (1976). Philosophy of systemology. Cybernetica, 19, 4. — Флейшман Б. С. (1978). Системные методы в экологии. В кн.: Статистические методы анализа почв, растительности и их связи. Уфа. — Gauch H. G., G. B. Chase, R. H. Whittaker. (1974). Ordination of vegetation samples by Gaussian species distributions. Ecology, 55, 6.

Г. С. Розенберг.

Институт биологии
Башкирского филиала АН СССР,
Уфа.

Получено 29 XII 1978.

УДК 0.19.941 : 002.01 : 01 : 581.9 : 53

К. В. Манойленко. Владислав Адольфович Ротерт: 1863—1916. Л., «Наука», Ленингр. отд-ние, 1978. 141 с., илл. ц. 55 к. Тираж 18 800 экз.

D. V. LEBEDEV. *K. V. MANOYLENKO.* VLADISLAV ADOLFOVICH ROTERT. 1978

С. Г. Навашин, рекомендуя Владислава Адольфовича Ротерта к избранию на кафедру ботаники Киевского университета, писал: «Он прежде всего натуралист». В только что вышедшей первой монографии, посвященной жизни и деятельности этого выдающегося ученого, такая характеристика находит полное подтверждение. Читая университетские курсы анатомии и физиологии растений, будучи автором не только многочисленных исследований, но и учебников по этим дисциплинам, В. А. Ротерт в то же время серьезно занимался систематикой покрытосемянных, опубликовал ряд работ по микологии и флористике, был первоклассным полевым исследователем. Подобная широта интересов в сочетании с исключительной общеботанической эрудицией сделала Ротерта идеальным профессором. Среди его учеников были такие известные ученые, как Г. А. Боровиков, В. Р. Заленский, А. Н. Криштофович, А. А. Сапегин, успешно работавшие впоследствии в различных областях ботаники.

Однако университетская карьера Владислава Адольфовича не была безоблачной. Воспитанник Дерптского университета, он преподавал в Казанском, Харьковском и Новороссийском (Одесском) университетах, но не был допущен в Киевский, куда стремился. А из Новороссийского университета Ротерт был изгнан в 1908 г. за свою оппозиционную деятельность, за поддержку революционного студенчества. После этого его приглашают в Краков на должность профессора кафедры физиологии растений Ягеллонского университета, но в 1914 г. как русский подданный он возвращается на родину. В последний год своей жизни Ротерт работает сначала в лаборатории С. Г. Навашина в Киеве, а потом у А. С. Фаминцына в Петрограде.

Описывая все перипетии жизненного пути Ротерта, К. В. Манойленко основывается прежде всего на впервые поднятом ею обширном архивном материале, а также на имеющихся не очень многочисленных литературных источниках. Особенный интерес представляют цитируемые в монографии отзывы о научных трудах В. А., принадлежащие С. Г. Навашину, Ф. М. Каменскому, В. И. Беляеву, а также документы, относящиеся к увольнению его из Новороссийского университета. Достоинством рецензируемой монографии является и то, что автор, несмотря на ограниченный объем книги, рассказывает о В. А. Ротерте, привлекая конкретный исторический фон, ярко характеризуя те коллективы, в которых пришлось ему работать, обстановку, существовавшую в том или ином университете.

Поскольку центральное место в научном творчестве В. А. занимали работы по анатомии и физиологии растений, их анализу отведена специальная глава монографии. В ней обстоятельно показано значение исследований, посвященных строению оболочки растительных сосудов и хромопластам в вегетативных органах растений, и сделан вывод о том, что в основе этих работ лежит сочетание физиологического и исторического подходов при изучении анатомического строения растений. При анализе фитофизиологических работ В. А., занимавшегося исследованием раздражимости и движения растений, К. В. Манойленко подчеркивает их связь с учением Ч. Дарвина и с его трудами по физиологии растений. Известно, что последние были встречены скептически многими учеными, в том числе такими выдающимися, как Ю. Сакс и Ю. Визнер. Подтвердив и развив представления Ч. Дарвина о зоне восприятия тропических стимулов и зоне реакции растения на них, В. А. Ротерт явился одним из предшественников создателей современного учения о фитогормонах.

В. А. Ротерт был последовательным материалистом и эволюционистом, и его труды вошли в золотой фонд отечественной ботаники.

Следует отметить еще одно обстоятельство, на которое обращает внимание К. В. Манойленко. Если мы по праву считаем Ротерта русским ученым, то с таким же основанием наши коллеги в Польше относят его к своим соотечественникам. Судьбы русского и польского народов переплелись очень давно, и это нашло свое отражение и в науке. Рядом с Ротертом мы можем поставить В. Г. Бессера, С. М. Вислоуха, Б. Б. Гриневецкого, Ф. М. Каменского, И. К. Пачоского, Л. С. Ценковского и других исследователей, трудами которых гордятся обе страны.

Аппарат книги составляют два библиографических списка — работ самого В. А. Ротерта и использованных литературных источников, хронологическая таблица дат его жизни и деятельности, именной указатель. К сожалению, в список работ ученого, насчитывающий 53 названия, включены только те из них, которые упоминаются в книге. За более полными сведениями читателя отсылают к спискам, приложенным к статьям, опубликованным Г. А. Боровиковым в 1916 г. и Т. М. Гольд в 1966 г. Это досадное упущение, так как биографическая монография об ученом должна быть, как нам кажется, в обязательном порядке оснащена максимально полным биобиблиографическим указателем.

В целом же рецензируемая работа является ценным вкладом в историографию отечественной ботаники. Она дает яркий образ одного из ее творцов.

Д. В. Лебедев.

Ленинградский отдел
Института истории естествознания
и техники АН СССР.

Получено 19 I 1979.

УДК 019.941 : 002.01 (075) : 58

Ю. П. Солдатенкова. Малый практикум по ботанике. Лишайники. М., изд-во МГУ. 1977, 128 с. с илл., ц. 29 коп. Тираж 11 750 экз.

V. S. NOVRUZOV. *YU. P. SOLDATENKOVA.* CONCISE BOTANICAL PRACTICUM. LICHENS. 1977

Проблема рационального использования природных ресурсов и их охраны может быть решена совместными усилиями ученых и практиков на основе изучения взаимосвязей многообразных природных процессов. Значительный интерес в этом плане представляют исследования такой своеобразной группы растений, как лишайники: их видового состава, распространения, роли в различных биогеоценозах. Низшие растения, в том числе и лишайники, все больше становятся объектами изучения при различных геоботанических исследованиях (фитоценотических, индикационных и др.). Отсутствие учебных пособий по лишайникам затрудняет процесс изучения этой группы растений в вузах. «Малый практикум по ботанике. Лишайники», изданный Московским государственным университетом, в большой мере восполняет этот пробел.

Во «Введении» отмечено значение лишайников и показаны возможности их использования при геоботанических исследованиях.

Учебное пособие состоит из трех частей: в первой части (с. 6—16) кратко охарактеризованы направления в изучении лишайниковых группировок, лихенометрические, лихеногеографические исследования, а также показано использование лишайников как индикаторов загрязненности воздуха, приведены краткие результаты и методика этих исследований, проводимых зарубежными и отечественными авторами. Вторая часть (с. 16—29) содержит методические указания по определению годо-

вого прироста, краткую методику полевого изучения лишайниковых синузий, способы сбора и сушки лишайников для гербария и коллекций. Третья часть пособия (с. 29—113) построена в соответствии с программой малого практикума по лихенологии. Здесь приведено объяснение основных лихенологических терминов, необходимых при определении и описании лишайников, а также дана таблица для определения родов кустистых и листоватых лишайников. Описаниям родов и видов предшествуют краткие характеристики семейств. Излагаются сведения о морфолого-анатомических особенностях отдельных родов, их экологии, области распространения. Автор отдал предпочтение при выборе видового состава лишайников наиболее распространенным листоватым и кустистым лишайникам, иногда определяющим фон тундровых и лесотундровых фитоценозов; некоторые из них представляют особый интерес благодаря своим биологическим особенностям или хозяйственному значению.

Краткий список литературы, приведенный в пособии (с. 118—123), включает основные теоретические и методические руководства по лишайникам.

Учебное пособие завершается указателями русских и латинских названий семейств, родов и видов лишайников.

Рецензируемая книга хорошо выполнена в полиграфическом отношении: качественная бумага, четкий шрифт, вполне удовлетворительные репродукции фотографий листоватых и кустистых лишайников.

К недостаткам пособия можно отнести несколько неудачно выполненных иллюстраций: желательно для всех указанных видов лишайников дать качественные иллюстрации и показать их географическое распространение в пределах СССР.

В. С. Новрузов.

Институт ботаники
им. В. Л. Комарова АН АзССР,
Баку.

Получено 19 XII 1978.

Vol. LXV № 1

January, 1980

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

A. I. Chelebaeva. New Cainozoic species of *Fagus* (*Fagaceae*) from Kamchatka and the significance of tertiary venation for the diagnostics of *Fagus* species . . . 3
V. V. Petrovsky, T. M. Koroleva. On the flora of East Siberian Sea coasts . . . 13
M. S. Botch, V. I. Vasilevich. Bogs in the vicinities of the lake Segezhskoye (Southern Karelia) . . . 27
T. D. Vishenskaya. Polymerous androecium and its development in the flower of *Thea sinensis* L. (*Theaceae*) . . . 39
P. G. Zhukova. Chromosome numbers of some Southern Chukotka plant species . . . 51
T. V. Sedova. Comparative cytological investigation of unicellular green algae. III. Some peculiarities of mitosis in *Chlorococcum* . . . 60
O. M. Afonina, L. I. Bredkina, I. I. Makarova. Distribution of lichens and mosses in forest-steppe landscapes in the middle reaches of Indigirka river . . . 66
O. N. Uspenskaya. The history of the lake Beloye (Moscow region) reconstructed by means of biological analysis . . . 83

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH . . . 91

V. D. Lopatin. Some methodical problems of biogeocoenosical studies of meadows. (91).

NEW TAXA . . . 95

N. S. Snigirevskaya. A new fossil genus of *Isoetopsida* in the Early Triassic deposits of East Siberia. (95).

REPORTS . . . 97

G. M. Voskoboynikov, T. I. Ananyeva, N. N. Verzilin. Changes in chloroplast ultrastructure and pigment composition of *Euglena gracilis* during prolonged carbon starvation. (97). — **V. G. Malysheva.** New data on adventive flora of Kalinin district. (100). — **G. P. Yakovlev.** On the genus *Gueldenstaedtia* Fisch. (*Fabaceae*). (104). — **Ju. M. Vorobyov.** On the flora of liverworts of Gorky district. (108). — **V. V. Sentemov.** On the fruit maturity duration in some fruit and small fruit plants in the Urals and Pre-Urals. (113). — **K. D. Stepanova, V. N. Voroshilov.** New materials on the flora of Moneron island (the Sea of Japan). (116). — **A. P. Abaimov, B. A. Karpel, I. Yu. Koropachinsky.** On the boundaries of Siberian larch species areas. (118). — **M. A. Bukhalo.** On the wild flora of Tambov district. (121).

PROTECTION OF THE WORLD OF PLANTS . . . 130

S. A. Dyrenkov. Establishment of forest reserves in the system of forest management. (130). — **L. P. Rysin, L. I. Savelyeva.** Standard forests, their significance and criteria for selecting. (133).

REVIEWS . . . 141

V. I. Vasilevich. *B. M. Mirkin, G. S. Rozenberg.* Phytocoenology. Principles and methods. 1978. (141). — **G. S. Rozenberg.** *E. Pielou.* Mathematical ecology. 1977. (145). — **D. V. Lebedev.** *K. V. Manoylenko.* Vladislav Adolfovich Rotert. 1978. (149). — **V. S. Novruzov.** *Yu. P. Soldatenkova.* Concise botanical practicum. Lichens. 1977. (150).



Рис. 3. *Fagus irvajamensis* Cheleb. sp. nov.

1 — экз. 1472/1, голотип; *2* — то же, деталь, ×2; *3* — экз. 6273/30; *4* — экз. 6273/71; *5* — экз. 6273/21; *6* — экз. 6273/28; *7* — экз. 6273/32; *8* — то же, ×2.

] Зак. 795

К стр. 4

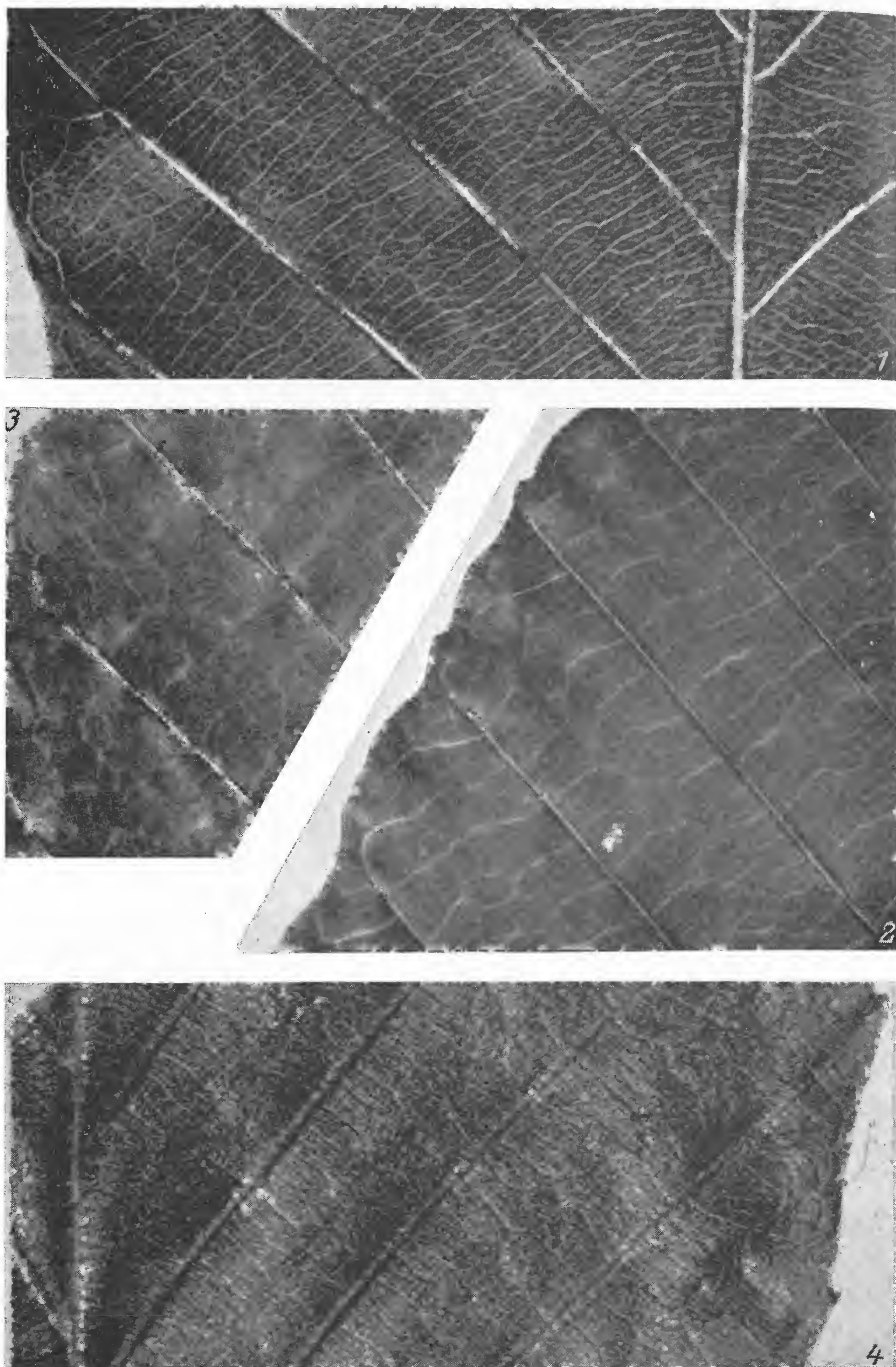


Рис. 4. Третичное жилкование листьев современных видов бука, ×4.
1 — *Fagus japonica* Maxim.; *2, 3* — *F. orientalis* Lipsky; *4* — *F. grandifolia* Ehrh.

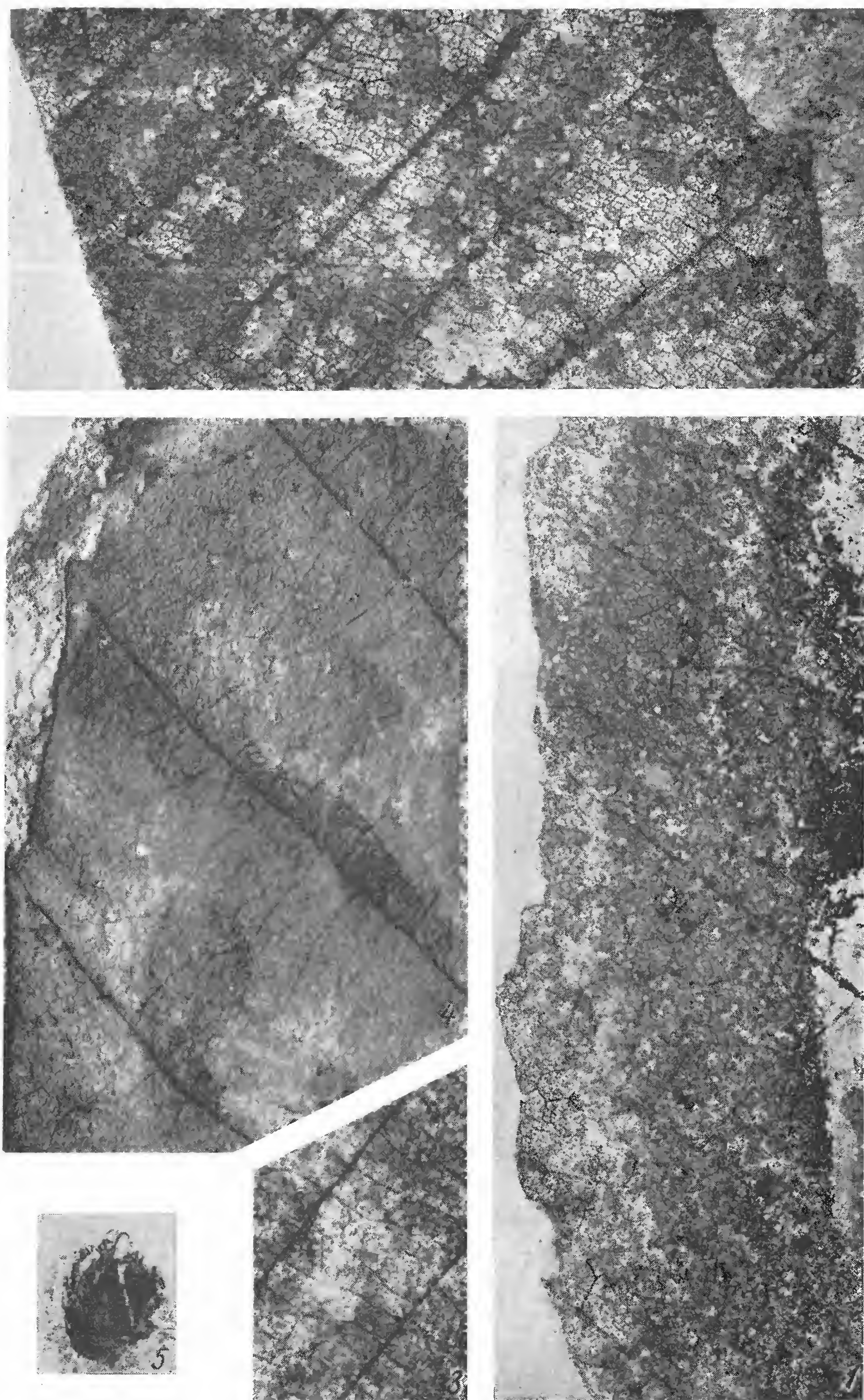


Рис. 5. Третичное жилкование листьев ископаемых видов бука, ×4.

1 — *Fagus irvajamensis* Cheleb. sp. nov., экз. 1472/1, голотип; *2*, *3* — *F. evenensis* Cheleb. sp. nov. (*2* — экз. 1471/1, голотип; *3* — экз. 720/1449); *4* — *F. antipofii* Heer 738/2113 (1956, Криштофович и др., Флора г. Ашутас, табл. XXVIII, фиг. 5), фрагмент; *5* — *Fagus* sp., экз. 3104/3, плюска.

К стр. 8

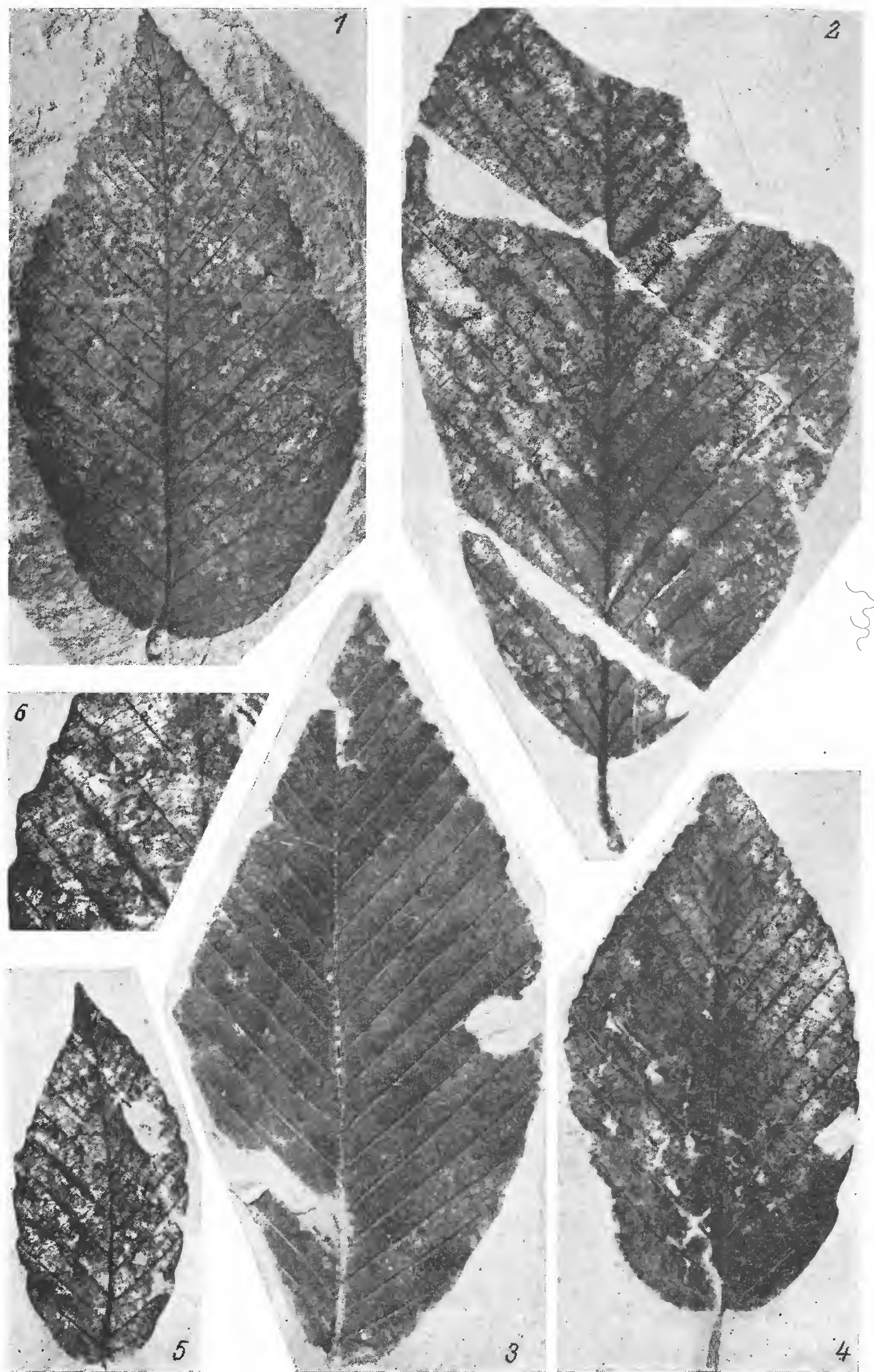


Рис. 6. *Fagus evenensis* Cheleb. sp. nov.

1 — экз. 1471/1, голотип; *2* — экз. 720/1470; *3* — экз. 720/5001; *4* — экз. 720/5029; *5* — экз. 720/1449; *6* — то же, фрагмент, ×2.

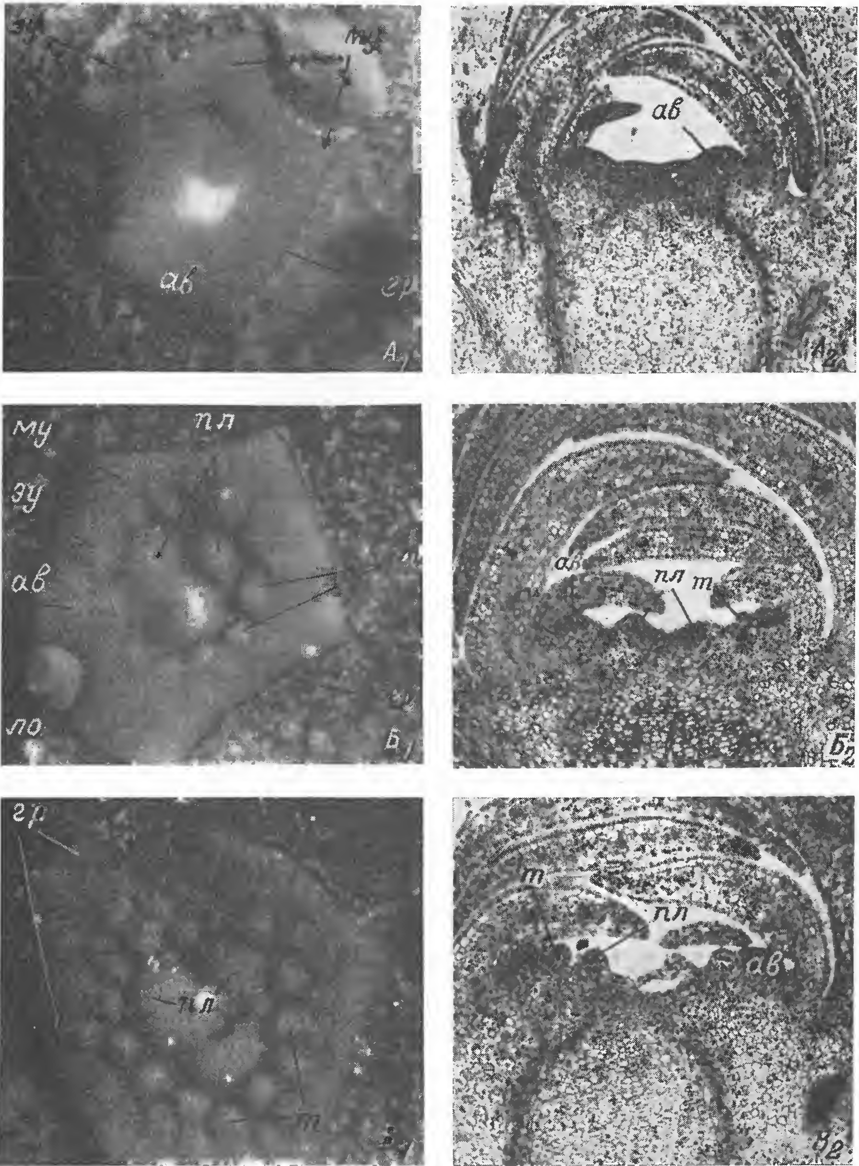


Рис. 3. Цветочные апексы на различных стадиях развития и соответствующие стадии продольных срезов.

A_1, A_2 — формирование пятиугольного андроцейного валика; $Б_1$, $Б_2$ — заложение тычиночных примордиев внутреннего круга андроцея; $В_1$, $В_2$ — заложение тычиночных примордиев второго круга.

му — межлепестковый участок, *эу* — эпипетальный участок, *ав* — андроцейный валик, *т* — развивающаяся тычинка, *пл* — развивающийся плодолистик, *ло* — лепестковое образование в зоне андроцея, *гр* — граница андроцея с лепестком.

К стр. 42

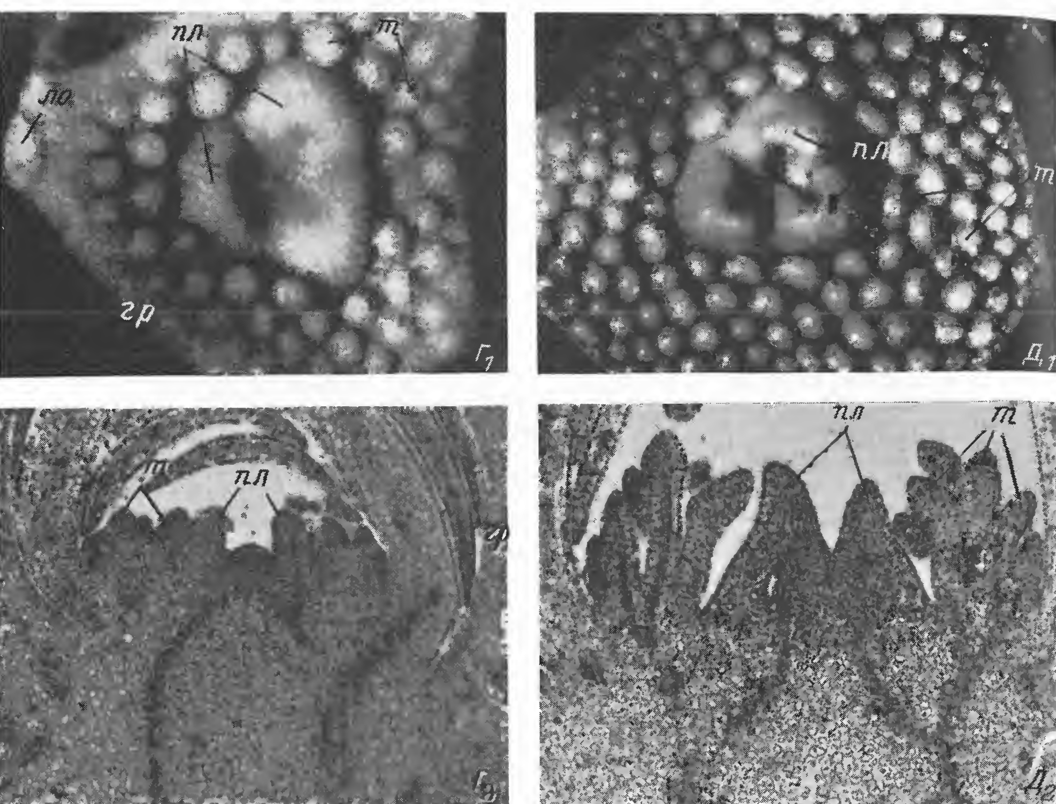


Рис. 3 (*продолжение*).

*Г*₁, *Г*₂ — заложение трстьего и четвертого круга тычиночных примордиев; *Д*₁, *Д*₂ — формирование тычинок в андроцее.

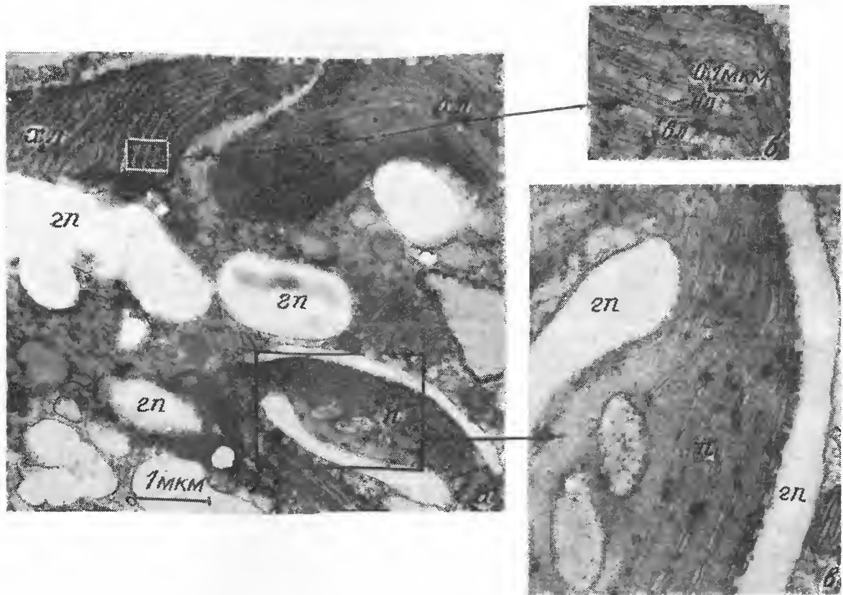


Рис. 1. Фрагмент клетки *Euglena gracilis*.

а — контроль, ×9000; *б* — участок хлоропласта контрольного варианта, × 36 000; *в* — пиреноид хлоропласта контрольного варианта, ×30 600. *гп* — гранулы парамилона, *п* — пиреноид, *вл* — внутренняя ламелла, *нл* — наружная ламелла.

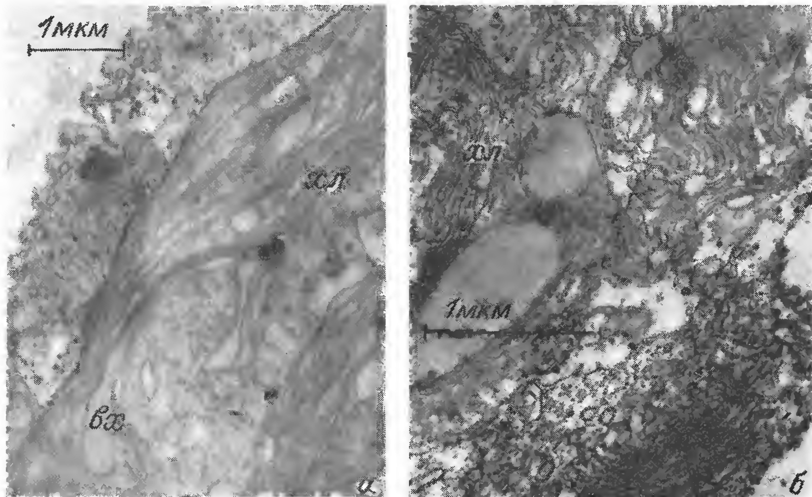


Рис. 2. Хлоропласт эвглены после 20 суток пребывания в темноте.

а — ×12 500, *б* — ×23 400. *хл* — хлоропласт, *вх* — вакуоль хлоропласта.

К стр. 98

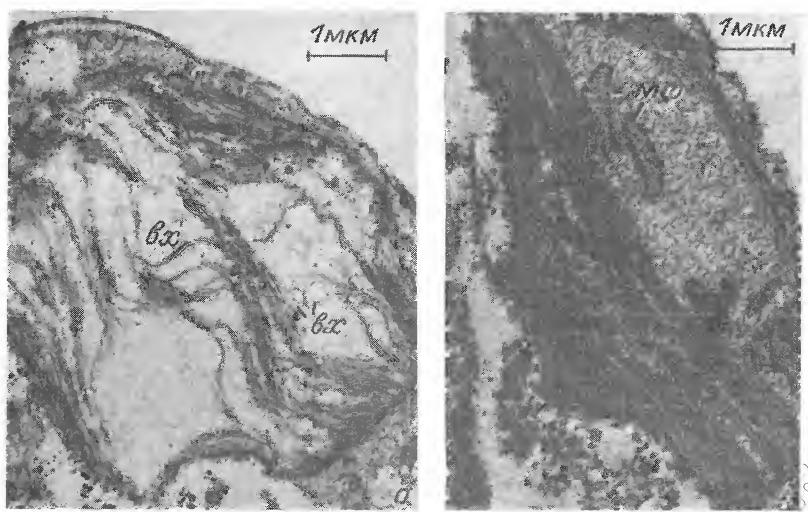


Рис. 3. Хлоропласт эвглены после 30 суток пребывания в темноте.
а — ×9 900, *б* — 17 100. *мф* — миелиноподобные фигуры, *вх* — вакуоль хлоропласта.

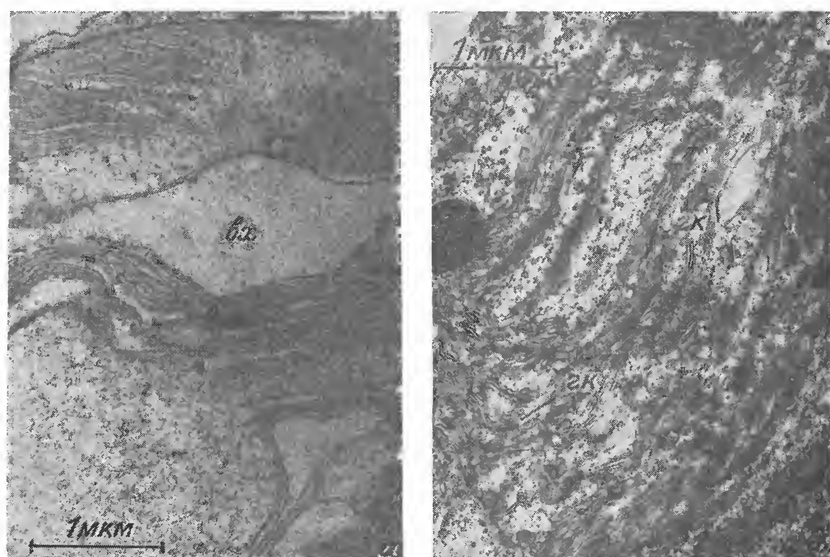


Рис. 4. Хлоропласт эвглены после 45 суток пребывания в темноте.
а — 18 000 *б* — ×17 000. *гк* — граноподобные комплексы, *вх* — вакуоль хлоропласта.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

А. И. Челебаева. Новые виды *Fagus* (*Fagaceae*) из кайнозоя Камчатки и значение третичного жилкования в диагностике буков 3

В. В. Петровский, Т. М. Королева. К флоре побережий Восточно-Сибирского моря 13

М. С. Боч, В. И. Василевич. Болота окрестностей Сегежского озера (южная Карелия) 27

Т. Д. Вышенская. Полимерный андроцей и его развитие в цветке *Thea sinensis* L. (*Theaceae*) 39

П. Г. Жукова. Хромосомные числа некоторых видов растений Южной Чукотки 51

Т. В. Седова. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. III. Некоторые особенности митоза у *Chlorococcum* 60

О. М. Афонина, Л. И. Бредкина, И. И. Макарова. Распределение лишайников и мхов в лесостепных ландшафтах в среднем течении р. Индигирки 66

О. Н. Успенская. История озера Белое (Московская область), восстановленная по данным биологического анализа 83

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 91

В. Д. Лопатин. Некоторые вопросы методики биогеоценотического изучения лугов. (91).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 95

Н. С. Снигиревская. Находка нового ископаемого рода изоэтовых в раннетриасовых отложениях Восточной Сибири. (95).

СООБЩЕНИЯ 97

Г. М. Воскобойников, Т. И. Ананьева, Н. Н. Верзилин. Изменение ультраструктуры хлоропластов и пигментного состава *Euglena gracilis* при длительном углеродном голодании. (97). — **В. Г. Малышева.** Новые данные по адвентивной флоре Калининской области. (100). — **Г. П. Яковлев.** О роде *Gueldenstaedtia* Fisch. (*Fabaceae*). (104). — **Ю. М. Воробьев.** К флоре печеночных мхов Горьковской области. (108). — **В. В. Сентемов.** О длительности созревания плодов некоторых плодовых и ягодных растений в Предуралье и на Урале. (113). — **К. Д. Степанова, В. Н. Ворошилов.** Новые материалы по флоре о. Монерон (Японское море). (116). — **А. П. Абаимов, Б. А. Карпель, И. Ю. Коропачинский.** О границах ареалов сибирских видов лиственницы. (118). — **М. А. Бухало.** О дикорастущей флоре Тамбовской равнины. (121).

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 130

С. А. Дыренков. Выделение лесных резерватов в системе лесного хозяйства. (130). — **Л. П. Рысин, Л. И. Савельева.** Эталонные леса, их значение и критерии выбора. (133).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 141

В. И. Василевич. *Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг.* Фитоценология. Принципы и методы. 1978. (141). — **Г. С. Розенберг.** *Э. Пилу.* Математическая экология. 1977. (145). — **Д. В. Лебедев.** *К. В. Манойленко.* Владислав Адольфович Ротерт. 1978. (149). — **В. С. Новрузов.** *Ю. П. Солдатенкова.* Малый практикум по ботанике. Лишайники. 1977. (150). .

1 р. 50 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1980, т. 65, вып. 1, 1—152